ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

VOLUMES PARUS AU 1er JUILLET 1896

La doctrine de Malherbe d'après son commentaire sur Desportes. par Ferdinand Brunot, docteur ès lettres, chargé d'un Cours complémentaire à la Faculté des Lettres, lauréat de l'Académie française, avec 5 planches hors texte. 10 fr.

Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures, par E. Bataillon, préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences, avec 6 pl. hors texte. 4 fr.

Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle. Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, action dermatoptique, photogénie, avec une théorie générale des sensations, par le Dr Raphaël Dubois, professeur de Physiologie générale et comparée à la Faculté, avec 68 figures dans le texte et 15 planches hors texte . . . . . 18 fr.

Sur le pneumogastrique des oiseaux, par E. Couvreur, docteur ès sciences, chef des travaux de physiologie à la Faculté des sciences, avec 3 planches hors texte et graphiques dans le texte. . . . 4 fr.

Recherches sur la valeur morphologique des appendices superstaminaux de la fleur des Aristoloches, par Mlle A. Mayoux, élève de la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte. . . . 4 fr.

Sur la théorie des équations différentielles du premier ordre et du premier degré, par Léon Autonne, Ingénieur des Ponts et Chaussées . . . . 9 fr.

Recherches sur l'équation personnelle dans les observations astronomiques de passages, par F. Gonnessiat, Aide-Astronome à l'Observatoire, chargé d'un Cours complémentaire d'Astronomie à la Faculté des Sciences . . . . . 5 fr.

Lettres intimes de J.-M. Alberoni adressées au comte I. Rocca, ministre des finances du duc de Parme, et publiées d'après le manuscrit du collège de S. Lazaro Alberoni, par Emile Bourgeois, professeur à la Faculté des Lettres, avec un portrait et deux fac-similé. . 10 fr.

Le Fondateur de Lyon, Histoire de L. Munatius Plancus, par M. Jullien, professeur-adjoint à la Faculté des Lettres, avec 1 planche hors texte . . . . 5 fr.

Etude stratigraphique sur le Jurassique inférieur du Jura méridional, par Attale Riche, docteur ès sciences, avec planches hors texte. . . . . . . 12 fr.

Etude expérimentale sur les propriétés attribuées à la tuberculine de M. Koch, faite au laboratoire de médecine expérimentale et comparée de la Faculté de Lyon, par M. le professeur Arloing, M. le Dr Rodet, agrégé, et M. le Dr Courmont, avec planches en couleurs. 10 fr.

Histologie comparée des Ebénacées [...] ses rapports avec la Morphologi[...] l'histoire généalogique de ces plan[...] par Paul Parmentier, professeur [...] l'Université, avec 4 pl. hors texte.

Recherches sur la production et la l[...]lisation du Tannin chez les fruits [...]mestibles fournis par la famille [...] Pomacées, par Mlle A. Mayoux, élè[...] la Faculté des Sciences de Lyon, [...] 2 planches . . . .

Essai critique sur l'hypothèse des at[...] dans la science contemporaine, [...] Arthur Hannequin, chargé d'un [...] complémentaire de philosophie à l[...] culté des lettres de Lyon. . 7 f[...]

Saint Ambroise et la morale chréti[...] au IVe siècle, par Raymond Th[...] ancien maître de conférences à l[...] culté des lettres de Lyon, professe[...] philosophie au lycée Condorcet. 7 [...]

Etude sur le Bilharzia hæmatobia [...] Bilharziose, par M. Lortet, doyc[...] la Faculté de médecine de Lyo[...] Vialleton, professeur agrégé à la Fa[...] de médecine de Lyon, avec planch[...] figures dans le texte. . . . . .

Recherches sur quelques dérivés [...] chlorés du phénol et du ben[...] par Etienne Barral, docteur en m[...]cine, pharmacien de 1re classe, c[...] des fonctions d'agrégé à la Facul[...] médecine de Lyon. . . . .

Phonétique historique et comparé[...] sanscrit et du zend, par Paul Reg[...] professeur de sanscrit et de gramm[...] comparée à la Faculté des lettres.

La République des Provinces-Unie[...] France et les Pays-Bas espagno[...] 1630 à 1650, par A. Waddington, [...]fesseur-adjoint à la Faculté des l[...] de Lyon. Tome 1 (1630-42.) . . .

Sur la représentation des courbes [...]ches algébriques, par Léon Aut[...] ingénieur des ponts et chaussées, [...] de conférences à la Faculté des S[...]ces . . . .

Histoire de la Compensation en [...] Romain, par C. Appleton, profess[...] la Faculté . . . . 7 [...]

La Jeunesse de William Wordsw[...] (1770-1798). Etude sur le « Prélu[...] par Emile Legouis, maître de confér[...] à la Faculté des Lettres. . . . . 7 [...]

La Botanique à Lyon avant la Révol[...] et l'histoire du Jardin Botanique [...]nicipal de cette ville, par M. Gérard, [...]fesseur à la Faculté des Sciences [...] figures dans le texte. . . . . . 3 [...]

L'Évolution d'un Mythe. Açvins et [...] cures, par Ch. Renel, docteur ès l[...]

Physiologie comparée de la Mar[...]tte, par Raphaël Dubois, professeur de Physiologie générale et comparée, [...] 119 fig. et 125 planches hors texte. [...] fr.

Paris. — Imprimerie L. Maretheux, 1, rue Cassette. — 8259.

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON XXVIII

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR

L'APPAREIL RESPIRATOIRE

DES OISEAUX



PAR

J.-M. SOUM
Docteur ès Sciences naturelles
Professeur agrégé au Lycée de Lyon.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1896

268

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR

L'APPAREIL RESPIRATOIRE

DES OISEAUX

Lyon. — Imp. Pitrat Ainé, A. REY Succ., 4, rue Gentil. — 13325

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR

L'APPAREIL RESPIRATOIRE

DES OISEAUX



PAR

J.-M. SOUM

Docteur ès Sciences naturelles,
Professeur agrégé au Lycée de Lyon.

PARIS

MASSON ET CIE, EDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain.

1896

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR

L'APPAREIL RESPIRATOIRE

DES OISEAUX

INTRODUCTION

Le présent travail est divisé en deux parties :

1. Dans la première, la plus importante, nous étudions le *mécanisme respiratoire* des Oiseaux, bien différent de celui des Mammifères. Les points traités sont les suivants :

a) Mouvements de la cage thoracique ;

b) Action des muscles abdominaux et thoraciques ;

c) Influence du vol sur la respiration ;

d) Dilatation du poumon ;

e) Rôle des diaphragmes pulmonaire et thoraco-abdominal ;

f) Antagonisme réceptaculaire ;

g) Ventilation du poumon et de tout le système aérifère.

Nous avons fait précéder l'examen de ces questions :

1° D'un court aperçu anatomique des organes auxquels nous aurons à nous reporter le plus souvent ;

2° D'un rapide exposé physiologique qui permettra de juger de l'opportunité de ces recherches.

2. Dans la deuxième partie, nous nous occupons des

échanges gazeux entre l'appareil respiratoire et le milieu ambiant :

a) Pouvoir absorbant, pouvoir sécréteur de l'épithélium réceptaculaire ;

b) Analyse des gaz des sacs aériens ;

c) Composition de l'air rejeté par la trachée ;

d) Fonction transpiratoire chez les Oiseaux.

Ces phénomènes n'entraient pas dans le cadre primitif de notre travail. Cependant, nous étant trouvé, au cours de nos observations sur le mécanisme respiratoire, dans la nécessité de vérifier quelques données déjà anciennes, relatives au chimisme de la respiration, nous avons cru devoir consigner, dans deux chapitres additionnels, les résultats que nous avons obtenus jusqu'à présent.

Ils sont loin d'être complets : nous ne nous le dissimulons pas. Pour épuiser le sujet, des recherches longues et pénibles, sinon difficiles, sont nécessaires. Nos expériences n'ont encore porté que sur le Pigeon et le Canard, c'est insuffisant ; sans parler des conditions si variées dans lesquelles on peut étudier une même espèce, il sera indispensable de s'adresser à des Oiseaux d'ordres différents, d'examiner des granivores et des carnassiers, de se procurer des espèces des régions froides et d'autres espèces des contrées chaudes : en un mot, toute la physiologie comparée de la question est à faire.

Ces recherches ont été faites à la Faculté des Sciences de Lyon. Nous saisissons avec empressement l'occasion qui nous est ici offerte de remercier M. le professeur R. Dubois de la large hospitalité qu'il a bien voulu nous donner dans son Laboratoire de Physiologie générale et comparée, des conseils et des encouragements qu'il n'a cessé de nous prodiguer pendant la durée de notre travail. Nous adressons également nos vifs remercîments à MM. Couvreur et Jardon, dont l'extrême obligeance nous a été tant de fois si précieuse dans l'emploi des appareils physiologiques.

PREMIÈRE PARTIE

PHÉNOMÈNES MÉCANIQUES DE LA RESPIRATION

CHAPITRE PREMIER

DONNÉES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

§ 1. Anatomie sommaire de l'Appareil Respiratoire des Oiseaux.

Dans cette description, nous supposerons l'animal debout sur ses membres postérieurs, l'axe du corps incliné jusqu'à l'horizontale. La colonne vertébrale sera donc *supérieure*, le sternum *inférieur*, la tête et le cou *antérieurs*, l'abdomen *postérieur*.

1. Cage thoracique. — Le thorax, de forme conique comme chez les Mammifères, est limité : en haut, par la colonne vertébrale (région dorsale) ; latéralement, par les côtes ; en bas, par le sternum ; en avant, par les os coracoïdes ; en arrière, par un diaphragme imparfait. Les vertèbres dorsales, soudées entre elles, forment un axe rigide sur lequel viennent s'articuler les côtes en nombre variable (généralement sept à neuf). Les deux premières côtes sont souvent flottantes ; les autres, rattachées au sternum, sont divisées en deux segments (vertébral et sternal), formant entre eux un angle à sinus anté-

rieur ; cet angle est d'autant plus grand que la côte considérée est plus voisine du cou ; il est variable d'ailleurs, sur une même côte, pendant les mouvements respiratoires. Le segment vertébral de chaque côte, la première et la dernière exceptées, porte une apophyse dite *uncinée*, qui va s'appuyer sur la côte suivante (fig. 1).

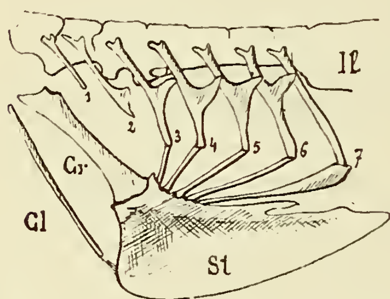


Fig. 1. — Cage thoracique des oiseaux (Pigeon). *1*, *2*, *3*... côtes ; *Cr*, coracoïde ; *Cl*, clavicule ; *Il*, iléon.

Le sternum présente en bas une crête médiane *(bréchet)*, sur laquelle viennent s'insérer les muscles pectoraux (moteurs des ailes) ; les Oiseaux bons voiliers ont un bréchet développé ; les Coureurs en sont dépourvus.

En expiration comme en inspiration, le thorax est *actif* : il y a des muscles inspirateurs et des muscles expirateurs antagonistes, dont le jeu augmente et diminue alternativement le volume de l'enceinte costale, tandis que chez les Mammifères le thorax, actif en inspiration, est presque complètement passif en expiration.

2. Poumons. — Les poumons n'occupent qu'une faible partie de la capacité du thorax, le huitième environ (Sappey[1]). Ils n'ont pas une forme régulière qu'on puisse rapporter exactement à un solide géométrique. On les compare généralement à des demi-ellipsoïdes ; leur surface convexe, appliquée contre la paroi supérieure de la cage thoracique, présente des sillons transverses profonds, occupés par des apophyses costales. Leur face inférieure n'est pas plane, mais légèrement concave.

Chez les Mammifères, le cœur est situé entre les deux poumons, et en grande partie recouvert par eux. Les poumons des Oiseaux sont, au contraire, placés entièrement au-dessus du cœur, qu'ils dépassent de beaucoup en arrière. Ils communi-

[1] Sappey, *Recherches sur l'appareil respiratoire des Oiseaux*, 1847, Baillière, Paris.

quent avec de grandes vésicules membraneuses remplies d'air, appelées *sacs aériens*, et situées soit en dedans, soit en dehors du thorax (sacs intra-thoraciques, sacs extra-thoraciques).

La trachée, toujours très longue, se divise en deux bronches qui pénètrent dans le tissu pulmonaire où elles se ramifient. Chez les Mammifères, la division des bronches est *dichotomique;* chez les Oiseaux, elle est *penniforme* (Sappey). La grosse bronche qui part de la trachée traverse les poumons dans le sens de la longueur, en formant un arc à concavité inférieure et de faible courbure, puis va s'ouvrir dans une vésicule aérifère. Cette bronche *primaire* émet latéralement des bronches *secondaires*, distribuées en quatre groupes, qui constituent la charpente du poumon.

Ce sont, d'après Sappey et Campana[1] :

1° Quatre ou cinq grandes bronches inférieures (diaphragmatiques) ;

2° Des bronches internes (huit) ;

3° Des bronches externes (six) ;

4° Des bronches supérieures ou costales, dont cinq principales.

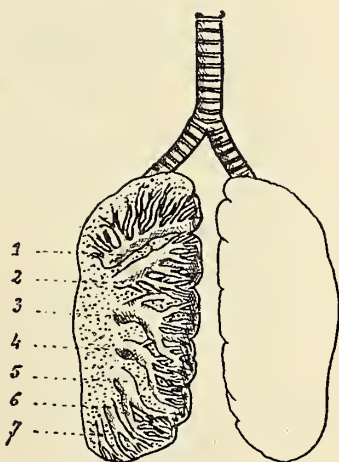


Fig. 2. — En partie schématique, montrant les bronches costales de la face supérieure du poumon chez le Canard (ici au nombre de 7). D'après Sappey.

A ces bronches secondaires, qui sont dans la plus grande partie de leur trajet *superficielles* et non profondes (fig. 2), viennent s'attacher des bronches *tertiaires* disposées d'une façon remarquable : toute bronche tertiaire fait communiquer

[1] Campana, *Physiologie de la respiration chez les Oiseaux ; anatomie de l'appareil pneumonique pulmonaire, des faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le Poulet*, 1875, Masson.

une bronche secondaire d'un des groupes précédents avec une bronche secondaire d'un autre groupe (Campana).

Il existe, en outre, des bronches quaternaires d'une extrême finesse. Les bronches tertiaires se dirigent *de la périphérie vers l'intérieur* du poumon. Il n'en est pas de même dans le poumon des Mammifères, où les bronches sont *centrifuges* ou *rayonnantes*. Chez les Oiseaux, elles sont *périphériques* ou *convergentes* (Sappey).

Les derniers ramuscules bronchiques du poumon des Mammifères s'ouvrent dans un lobule clos de toutes parts, tandis que les bronchioles des Oiseaux *communiquent toutes entre elles*, de façon à former des *réseaux aérifères* très compliqués.

Les alvéoles sont distribués sur les parois des bronches.

Cette structure du poumon a été minutieusement décrite par Campana.

Sappey a montré qu'*il n'y a pas de plèvres chez les Oiseaux* : le poumon adhère de tous côtés aux organes qui l'entourent.

3. Diaphragmes. — Le diaphragme se compose de deux membranes fibreuses, qui ont une origine commune sur le rachis, mais qui se séparent bientôt :

1° L'une a la forme d'un triangle isocèle, à sommet antérieur, qui s'applique sur la face inférieure concave des poumons. On l'appelle *diaphragme pulmonaire* ; il est fibreux dans toute son étendue, mais s'attache à un nombre variable de côtes par de fins faisceaux musculaires.

2° L'autre est une sorte de cône en grande partie fibreux, présentant au voisinage du rachis de rares fibres musculaires ; il s'appuie sur le péricarde, passe ensuite entre le foie et les sacs intra-thoraciques et vient se rattacher aux parois de l'abdomen : c'est le *diaphragme thoraco-abdominal*, qui est incomplet, laissant passage au *cœur*, à l'œsophage, à l'aorte et à la veine cave.

4. Sacs aériens. — Les réservoirs aériens (sacs aériens, réceptacles aérifères ou pneumatiques) sont généralement au nombre de neuf ;

1 *Interclaviculaire*	Impair et médian.
2 *Cervicaux*	Symétriques.
2 *Diaphragmatiques antérieurs* . .	—
2 *Diaphragmatiques postérieurs* . .	—
2 *Abdominaux*	—

Nous les appellerons encore :

Extrêmes ou *Extrathoraciques*	*Antérieurs* . .	Cervicaux. Interclaviculaire.
	Postérieurs . .	Abdominaux.
Moyens ou *Intrathoraciques*	*Antérieurs* . .	Diaphrg.ant.
	Postérieurs . .	Diaphrg.post.

Leurs volumes comparés sont, en centimètres cubes :

	PIGEON [1]	POULE [2]
Sacs antérieurs	15 cc	24 cc
— moyens.	11	25
— postérieurs. . . .	38	74
Poumon. . . .	8 cc	13 cc

Les sacs communiquent avec le poumon par des orifices en entonnoir *(infundibula)*. Dans chaque infundibulum s'ouvrent plusieurs bronches.

On observe :

Sur chaque poumon.	Sac cervical.	1 orifice.	
	Sac interclaviculaire . .	1 —	ou 2.
	Sac diaphrg.ant . . .	1 —	ou 2.
	Sac diaphrg. post. . .	1 —	
	Sac abdominal	1 —	

Les réceptacles, formés par une fine membrane élastique,

[1] Roché, Les Sacs aériens des Oiseaux *(Ann. Sc. Nat.*, 1891).
[2] Campana, page 267.

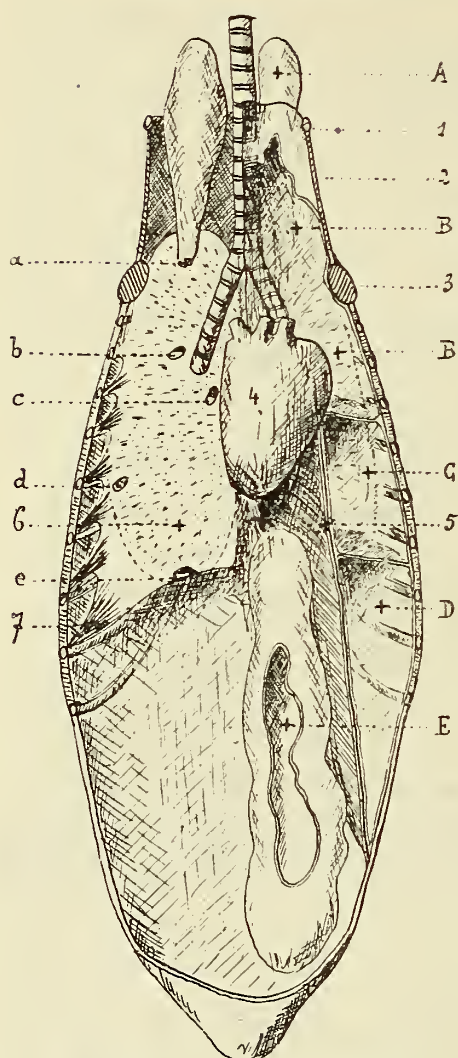


Fig. 3. — En partie schématique, montrant les sacs aériens, le poumon et les diaphragmes du Canard.

A, sac cervical ; B, sac interclaviculaire ; C, sac diaphrg. antérieur ; D, sac diaphrg. postérieur ; E, sac abdominal ; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, orifices respectifs de ces sacs. 1, clavicule ; 2, ligament coraco-furculaire ; 3, coracoïde ; 4, cœur, sectionné à droite ; 5, diaphragme thoraco-abdominal ; 6, diaphragme pulmonaire, recouvrant le poumon ; 7, une languette musculaire de ce diaphragme.

sont tapissés par un épithélium analogue à celui des bronches. Ils existent chez tous les Oiseaux, mais varient considérablement de forme et de grandeur. Ils envoient des diverticules dans un grand nombre d'os (qui deviennent ainsi aérifères à une certaine phase de leur développement), entre les plans musculaires en divers points, et même sous la peau ; les diverticules sous-cutanés peuvent, dans certains cas, offrir un développement considérable[1].

Des espaces aérifères se retrouvent jusque dans la tête, où ils sont rattachés à certains sacs cervicaux[2].

La figure 3 donnera une idée suffisante de l'anatomie de l'appareil respiratoire des Oiseaux.

[1] Par exemple dans le Pélican.

[2] Mlle Fanny Bignon, *Contribution à l'étude de la pneumaticité chez les Oiseaux* (thèse de la Faculté de Paris, 1889).

§ 2. Aperçu physiologique.

5. — La physiologie de la respiration chez les Oiseaux est encore obscure sur bien des points. Les fonctions des sacs aériens, en particulier, sont loin d'être parfaitement connues. Tous les auteurs cependant conviennent qu'ils jouent un rôle prépondérant dans le mécanisme de la respiration.

Etant donné la nature fibreuse du diaphragme, l'absence de plèvres, la structure et la situation du *poumon*, on admet que ce dernier organe ne peut guère se dilater, ni déterminer par conséquent un appel d'air important. Ce sont les sacs qui, chargés d'aspirer et de refouler les gaz de la respiration, représentent les véritables et seuls organes de la ventilation pulmonaire.

« Le poumon, dit Sappey, intermédiaire à la trachée et aux réservoirs (diaphragmatiques) peut être comparé à une éponge placée sur le trajet du courant atmosphérique. Les mailles de cette éponge s'entr'ouvrent devant le fluide régénérateur, moins pour l'attirer que pour subir l'action vivifiante de son contact. Dans les Oiseaux, l'aspiration a donc son siège en dehors des organes de l'hématose [1]. »

C'est aussi l'opinion de Campana, de Paul Bert, de tous les anatomistes et de tous les physiologistes.

6. — Le *diaphragme* n'intervient probablement pas d'une manière bien active. Sappey croit que les languettes musculaires qui le relient aux côtes se contractent pendant l'inspiration, distendant ainsi très légèrement le poumon.

Campana est porté à supposer le contraire : le diaphragme se contracte en expiration ; son rôle se borne à régler la tension des infundibula.

Paul Bert ne se prononce pas sur cette question.

7. — Physiologiquement, comme anatomiquement, les *sacs*

[1] Sappey, page 42.

aériens peuvent être distingués en deux catégories : les uns (diaphragmatiques antérieurs et diaphragmatiques postérieurs) se dilatent en même temps que la cage thoracique ; ils sont appelés *inspirateurs ;* les autres (interclaviculaire, cervicaux, abdominaux), qui se resserrent dans le même moment, sont dits *expirateurs*. Quand l'enceinte thoracique se rétrécit, les sacs moyens chassent l'air qu'ils contiennent, les sacs extrêmes au contraire se remplissent. En réalité, chaque groupe de sacs est donc alternativement inspirateur et expirateur.

Tous les auteurs sont d'accord sur ce point et insistent sur cet antagonisme des sacs extrêmes et des sacs moyens ; mais la difficulté est d'expliquer la circulation de l'air dans les poumons.

Perrault, Méry, Colas admettent que le poumon est traversé par l'air inspiré et par l'air expiré. C'est aussi l'avis de Paul Bert [1].

Sappey combat cette opinion : « L'air que le poumon expulse pendant l'expiration ne permet pas à celui qui vient des réservoirs moyens de pénétrer dans sa substance ; par conséquent, il n'existe pas dans les Oiseaux une double respiration : dans tous les animaux de cette classe, ainsi que dans l'homme et les mammifères, l'hématose s'accomplit exclusivement dans l'inspiration [2]. »

Campana propose une autre explication : « L'air extérieur qui s'introduit par la trachée dans l'appareil respiratoire ne pénètre que peu ou point dans le parenchyme pulmonaire et se rend dans les réceptacles moyens... Cet air est injecté dans les poumons pendant l'expiration trachéale, la dépression de l'enceinte costale et la contraction du diaphragme... Le poumon ne reçoit probablement pas l'air extérieur à l'état de pureté, mais il est parcouru sans intermission et en sens alternatif par un courant d'air de composition faiblement variable,

[1] Paul Bert, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration*, Baillière, page 325, Paris, 1870.

[2] Sappey, page 78.

pas très différente de la composition même de l'air expiré par la trachée et venant tour à tour des réceptacles expirateurs et des réceptacles inspirateurs[1]. »

Nous n'insisterons pas davantage : ces citations suffisent pour montrer quelle incertitude règne encore aujourd'hui dans la science sur cette question.

8. — Il y a plus : anatomistes et physiologistes, considérant le développement extraordinaire de ces annexes du poumon[2], leur forme compliquée, leur situation parfois si singulière (sous la peau, entre les muscles), attribuent parfois à ces organes d'autres fonctions non moins importantes que celles qu'ils peuvent remplir dans la respiration.

Voici quelques-unes des nombreuses hypothèses qu'on a émises :

L'existence de ces vastes cavités remplies de gaz aurait pour effet de diminuer le poids du corps.

L'air qu'elles renferment constituerait une sorte de réserve utilisée pendant le vol.

Les réceptacles représenteraient un appareil d'équilibration destiné à assurer la stabilité de l'Oiseau dans sa course aérienne.

Leur utilité ne peut être niée chez les Oiseaux plongeurs.

Ils auraient une influence marquée dans le mécanisme de l'effort, joueraient un rôle dans la production de la voix, du chant, etc. Bornons-nous à cette énumération.

En présence de pareilles divergences d'opinion, nous avons pensé qu'il y aurait intérêt à reprendre l'étude de la respiration chez les Oiseaux dans son ensemble, en insistant surtout sur le *mécanisme respiratoire*. La partie anatomique peut être regardée comme parfaitement connue : après les remarquables recherches de Sappey sur le Canard, et l'important mémoire de Campana sur le Coq domestique, pour ne citer que les principaux auteurs auxquels on doit des descriptions détaillées de l'appareil respi-

[1] Campana, pages 226, 231.

[2] Carus a pu dire sans exagération que chez les Oiseaux les poumons *(sensu lato)* renferment tous les autres viscères.

ratoire, tout récemment M. Roché a fait l'anatomie comparée des sacs aériens et nous a donné de précieuses indications sur leur forme et sur leur grandeur, dans différents ordres de la classe des Oiseaux. Mais le côté physiologique a été quelque peu négligé ; c'est en s'appuyant surtout sur les données anatomiques que l'on a expliqué le jeu des différentes parties de l'appareil respiratoire : les expériences isolées de Hunter, Sappey, etc., ne sont que des jalons insuffisants dans un champ si vaste.

Paul Bert qui, à n'en pas douter, eût, sinon donné l'entière solution de la question, du moins épuisé le sujet, s'il s'en était sérieusement occupé, s'est borné à donner quelques graphiques qui n'ont fait que traduire, sous une forme nouvelle, les idées de ses devanciers. S'il hésite à se prononcer sur quelques détails de peu d'importance, il regarde, en somme, le mécanisme de la respiration chez les Oiseaux comme un point complètement élucidé et sur lequel il n'y a plus à revenir. Aussi, sommes-nous porté à croire que l'autorité de son nom a beaucoup contribué à détourner l'attention des chercheurs de ces phénomènes si intéressants.

Quoi qu'il en soit, ces problèmes n'avaient pas été étudiés physiologiquement depuis la publication de son livre. En les abordant à notre tour, sur les indications de M. le professeur Dubois, nous n'avions pas l'audacieuse prétention de les résoudre, de réussir là où tant d'hommes éminents avaient été embarrassés. Appelé dans cette voie par l'attrait des sciences expérimentales, nous cherchions bien plus, dans l'examen d'une question si controversée, à exercer notre esprit dans le domaine physiologique qu'à trouver une solution complète et définitive. Chemin faisant, nous avons pu recueillir quelques données nouvelles : nous les présentons dans l'espoir qu'elles pourront servir à ceux qui se proposeraient de pousser plus loin ces investigations.

CHAPITRE II

CAGE THORACIQUE

§ 1. Mouvements normaux des leviers osseux.

9. — Les mouvements du thorax s'étudient, chez les vertébrés aériens, à l'aide d'un *palpeur* ou *explorateur à tambour*, que l'on appuie légèrement sur le sternum, si les déplacements à enregistrer sont verticaux, et d'un *compas à tambour*, lorsqu'il s'agit de mouvements transverses. Chez les Oiseaux, l'épaisse couche de duvet qui recouvre le corps (Canard) risque d'amortir certaines secousses de faible amplitude ; le bouton de l'explorateur glisse souvent sur la surface polie des plumes quand il n'est pas appuyé sur elles bien normalement et avec une pression suffisante ; cette pression, si on l'exerce, a pour effet de diminuer l'élasticité de la membrane du tambour ou de gêner, sinon de supprimer tout à fait, les mouvements des organes qui se laissent déprimer facilement (téguments de l'abdomen), et on est exposé à prendre des tracés peu précis.

On peut parer à ces inconvénients de la façon suivante : on enfonce une aiguille à coudre *a* dans le bréchet, ou dans une côte, etc. ; d'autre part, on fixe au levier du palpeur, ou mieux à son bouton mobile (fig. 4), une deuxième aiguille *b*,

dont la pointe est destinée à passer dans l'œil de la première. Le levier reproduit avec la plus grande fidélité les moindres frémissements de l'organe en mouvement. Une légère secousse permet de *désembrayer* rapidement lorsque le besoin s'en présente. S'agit-il de l'abdomen, on enlève sur une faible surface le duvet qui le recouvre et on fixe sur la peau, à l'aide d'une forte colle, un bouchon dans lequel l'aiguille pourra être piquée.

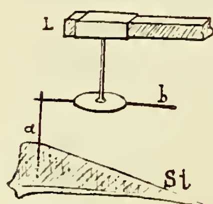


Fig. 4.

Ce dispositif nous a été particulièrement utile quand nous avons voulu observer les Oiseaux debout et libres, ou enregistrer le mouvement d'organes profondément situés dans le corps. L'aiguille fixée à demeure dans le sternum (ou dans une côte) nous fournit en outre un excellent point de repère dans les expériences où nous devons prendre des tracés successivement sur un animal intact et sur le même animal opéré : le palpeur étant, dans les deux cas, appliqué exactement au même endroit, les graphiques sont plus sûrement comparables.

10. Sternum[1]. — Le sternum se meut verticalement de bas en haut et réciproquement. L'inspiration se produit avec une vitesse sensiblement constante ; l'expiration, au contraire, d'abord très brusque, se ralentit peu à peu (fig. 5, 8, 10[2]). Il n'y a pas de pause, ni en inspiration, ni en expiration. L'expiration est un peu plus longue que l'inspiration, dans le rapport 4/3 environ ; cette différence provient d'une occlusion partielle

[1] Dans les expériences qui suivent, nous supposons l'oiseau couché sur le dos, les quatre membres maintenus par des liens peu serrés. Nous orienterons momentanément, d'après cette position, pour la commodité du langage, les différentes parties du corps : le sternum sera *supérieur*, la tête *antérieure*, etc. Nous avons dû attacher l'Oiseau pour obtenir des tracés réguliers, mais nous nous sommes assuré que tous les mouvements dont nous donnons l'analyse se produisent de la même façon sur l'animal en liberté.

[2] Dans tous nos tracés, qui doivent être lus de gauche à droite, l'abaissement de la courbe correspond, sauf l'indication contraire ↑ à l'inspiration ; son relèvement marque l'expiration.

de la glotte dans le second temps de la respiration. Si la trachée est ouverte, la durée de l'expiration devient à peu près égale à celle de l'inspiration. Tels sont les faits que l'on s'est borné à constater jusqu'ici.

Si l'on enregistre le mouvement du sternum en plaçant l'aiguille en des points différents de la crête de l'os, on obtient des tracés d'amplitude variable (fig. 5); en effet, les côtes s'atta-

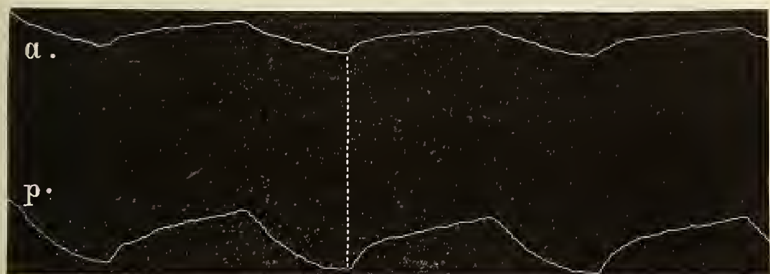


Fig. 5. — Pigeon. Mouvements verticaux simultanés de la pointe antérieure *a* et de la pointe postérieure *p* du sternum.

chant toutes très près de la partie antérieure du sternum, cet os constitue un levier interpuissant articulé d'un côté à l'os coracoïde et libre à l'autre bout; sa pointe postérieure doit donc se soulever davantage que sa région antérieure qui est plus voisine du point d'appui. Ces différences d'amplitude ne sont pas telles cependant qu'on peut l'espérer tout d'abord; nous en verrons la cause dans un instant. Toutefois, cette remarque trouve son application dans le cas où, les mouvements du sternum étant très étendus, on a intérêt à chercher le point qui donnera un tracé d'amplitude minima, ou inversement.

Le sternum n'est pas animé seulement d'un mouvement vertical. Il se transporte horizontalement d'arrière en avant pendant l'inspiration, et d'avant en arrière pendant l'expiration.

Le tracé (fig. 6) montre que la projection en avant commence à se faire au moment précis où le sternum se soulève verticalement. Ces deux sortes de déplacements sont exactement synchrones.

Le mouvement en avant ne tient pas seulement, comme on pourrait le supposer, à ce que, le bord libre du bréchet présen-



FIG. 6. — Pigeon. Mouvements simultanés vertical *v* et antéro-postérieur *a. p.* du sternum.

tant la forme d'un levier coudé tel que OBA (fig. 7), le point B ne peut se soulever sans être en même temps poussé vers la gauche ; le fait est tellement évident qu'il serait puéril de chercher à le démontrer à l'aide d'un graphique. Le déplacement antéro-postérieur présente une trop grande amplitude pour être dû à cette seule cause.

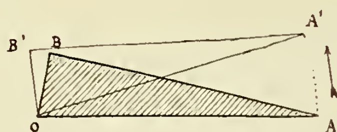


FIG. 7.

11. Coracoïdes. Clavicules. — Le point O n'est pas fixe et représente lui-même l'extrémité libre d'un autre levier, l'os coracoïde, qui est articulé d'autre part à l'omoplate.

Le coracoïde, lors de l'inspiration, s'écarte de la colonne vertébrale en même temps que le sternum lui-même (fig. 8), de sorte que l'articulation coraco-sternale décrit un petit arc de cercle et se rapproche de la tête. Ce ne sont pas seulement les coracoïdes, mais aussi les clavicules, qui se portent en avant en inspiration. Il suffit, pour s'en assurer, de placer un doigt dans l'espace interclaviculaire ou mieux sur la clavicule elle-même ; le déplacement de toute cette région antérieure du thorax est des plus sensibles, soit tout près du sternum lui-même, soit au voisinage de l'épaule. Le fait peut être constaté aussi bien sur

es Oiseaux vieux que sur les jeunes, même chez ceux qui volent bien, tels que le Pigeon, et chez lesquels par conséquent l'immobilité de la ceinture scapulaire semblerait devoir être le plus absolue ; il n'est pas dû à la gêne que pourrait éprouver l'animal *couché* sur le dos et *attaché ;* on l'observe tout aussi facilement sur l'animal debout et libre.

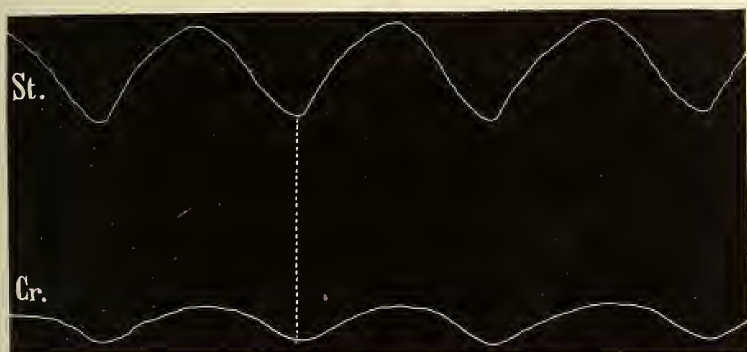


Fig. 8. — Poule. Mouvements simultanés du sternum *St* et du coracoïde *Cr.* La courbe inférieure est obtenue à l'aide d'une aiguille piquée dans le coracoïde.

Voici une manière assez commode d'enregistrer le mouvement des coracoïdes : après avoir mis à nu le sac interclaviculaire, on pratique une large incision dans sa paroi, et, par cette ouverture, on introduit dans la cavité du sac une fine baguette de bois d'un centimètre de longueur, retenue en son milieu par un fil de soie ; à l'aide d'une pince,on dispose cette baguette perpendiculairement au plan de symétrie du corps, de telle façon qu'en tirant sur le fil elle soit arrêtée par les coracoïdes[1], et on attache le fil au levier d'un myographe.

Nous n'avons pas pu constater un mouvement transverse de ces os ; ils ne font que se transporter parallèlement au plan médian du corps.

Il résulte de cette mobilité des os coracoïdes que le déplacement vertical du sternum, à son extrémité antérieure, s'accroît

[1] Plus exactement : par les muscles qui les recouvrent.

de l'ascension verticale des coracoïdes, que le déplacement antéro-postérieur de ces mêmes os allonge un peu le diamètre horizontal du thorax, et que, par suite, le thorax augmente de volume en inspiration, non seulement dans les régions moyenne et postérieure qui sont pourvues de côtes, mais encore dans sa région présternale, fait qui, à notre connaissance, n'a jamais été signalé et qui a son importance, comme nous le verrons plus tard.

Le schéma (fig. 9) montre les deux positions extrêmes du sternum et du coracoïde.

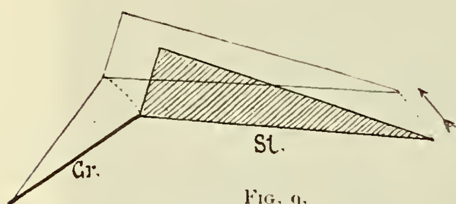


Fig. 9.

Il est curieux de retrouver chez les Oiseaux cette mobilité des os coracoïdes, qu'on avait signalée depuis longtemps chez les Chéloniens. M. Sabatier avait reconnu chez ces Reptiles l'existence de muscles destinés à mettre en mouvement cette partie de la ceinture thoracique et affectés à l'inspiration au même titre que les muscles respiratoires proprement dits (diaphragmatique, etc.). M. Charbonnel-Salle[1] ayant à son tour étudié le jeu des coracoïdes chez ces mêmes animaux, à l'aide d'appareils enregistreurs, démontra que « la ceinture thoracique, fixée au plastron aussi bien qu'au rachis, effectue dans chacune de ses moitiés une rotation transversale » et qu'elle exerce sur le renouvellement de l'air dans les poumons une plus grande influence que la ceinture pelvienne.

Bien que les mouvements des coracoïdes ne soient pas produits chez les Oiseaux de la même manière, le résultat est le même que chez les Tortues (action du sac interclaviculaire).

Chez les Mammifères eux-mêmes, dans la respiration présentant le type dit *costo-supérieur*, la clavicule, à laquelle correspond *physiologiquement* le coracoïde, est assez mobile pour

[1] *Annales des Sciences Naturelles*, 6e série, t. XV.

pouvoir prendre une part assez active à la dilatation du thorax, en agissant surtout sur le sternum. C'est ce qu'on peut observer chez les femmes qui, par l'usage d'un corset trop serré, immobilisent plus ou moins leurs côtes inférieures.

Ainsi la mobilité du coracoïde chez les Oiseaux, dans l'acte respiratoire normal, n'est pas un fait isolé.

On voit maintenant pourquoi l'extrémité antérieure du sternum se soulève presque autant que l'extrémité postérieure : d'un côté, celle-ci, maintenue par l'élasticité des muscles et des téguments abdominaux, ne peut se déplacer en toute liberté ; d'autre part, l'articulation coraco-sternale n'est pas fixe. En somme, le sternum est transporté presque parallèlement à lui-même à une certaine distance de la colonne vertébrale.

12. Côtes — La dilatation transversale des côtes, signalée par Cuvier, a été étudiée par Paul Bert à l'aide du compas à tambour ; elle est très manifeste : il suffit, pour la constater, de saisir légèrement le thorax de l'Oiseau entre les doigts. On se rend compte, de la même façon, que le diamètre transversal et le diamètre vertical augmentent en même temps. Paul Bert déclare que les deux mouvements ne sont pas absolument concordants : la dilatation transversale durerait plus longtemps que la dilatation verticale : « L'augmentation du diamètre transversal et celle du diamètre vertical se font simultanément ; l'inscription commence en même temps, mais l'expiration arrive plus tôt pour le diamètre vertical ; l'agrandissement, l'inspiration dure encore transversalement que déjà il commence à y avoir un relèvement de la pointe du sternum[1]. »

Nous avons en vain cherché à obtenir un graphique semblable. De nombreux tracés pris sur des Pigeons, des Poules et des Canards, soit avec un tambour à compas, soit à l'aide d'aiguilles piquées dans le sternum et dans les côtes, nous ont montré que les deux courbes sont parfaitement parallèles dans

[1] Paul Bert, p. 321, Graphique de la respiration d'un Canard.

toute leur étendue : lorsque le sternum atteint la limite de sa course ascensionnelle, les côtes sont à leur maximum de dilatation : les mouvements de contraction commencent et finissent ensemble. C'est ce qu'on peut voir sur les graphiques suivants (fig. 10 et 11) fournis par un Canard et un Pigeon. On avait

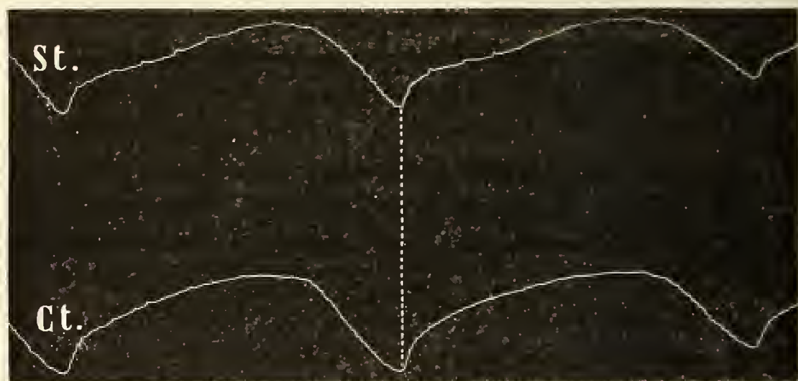


Fig. 10. — Canard. Dilatation verticale et dilatation transversale du thorax. *St*, tracé du sternum : *Ct*. tracé des côtes.

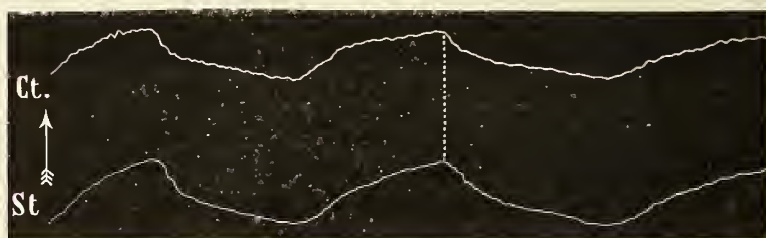


Fig. 11. — Pigeon. Dilatation verticale et dilatation transversale du thorax. *St*, sternum ; *Ct*. côtes. La flèche ↑ indique le sens de l'inspiration.

imprimé au cylindre enregistreur une assez grande vitesse afin de mieux saisir, s'il y avait eu lieu, le défaut de concordance des deux courbes. Nous possédons des graphiques sur lesquels la courbe qui représente un mouvement respiratoire complet (inspiration et expiration) occupe une longueur de 25 millimètres. Il est impossible d'y saisir la plus légère avance du mouvement du sternum sur celui des côtes.

Paul Bert, quelques pages plus loin (page 323), donne des tracés de la *dilatation transversale des côtes* et de la *compression abdominale*. Ces deux mouvements, inverses l'un de l'autre, commencent et finissent exactement ensemble. Nous obtenons le même résultat en prenant les tracés simultanés du *sternum* et de *l'abdomen* (fig. 12). Or, si l'abaissement du

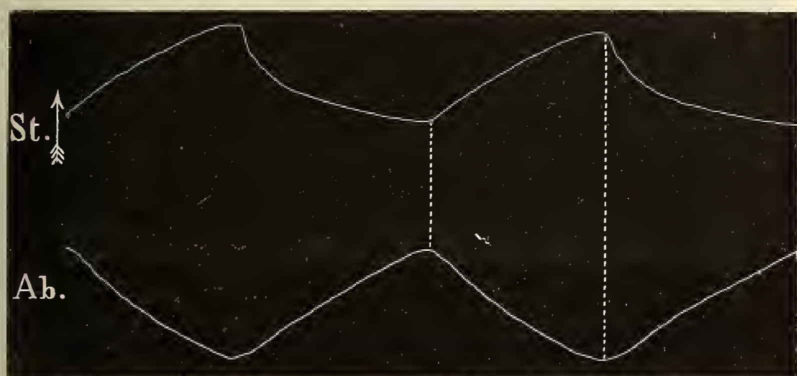


Fig. 12. — Pigeon, couché sur le dos. Tracés simultanés du sternum *St* et d'un sac abdominal *Ab*. La courbe inférieure indique les variations de pression dans le sac abdominal.

sternum était en avance sur celui des côtes, il devrait l'être aussi sur la dilatation abdominale (qui coïncide exactement avec la constriction costale), ce que nous n'observons pas. Paul Bert s'est vraisemblablement trouvé en face d'une anomalie dont il serait difficile aujourd'hui de retrouver les causes.

Les côtes ne sont pas projetées seulement en dehors au moment de l'inspiration. L'angle formé par les deux segments vertébral et sternal est variable. Il augmente en inspiration et diminue en expiration. Nous avons pu prendre un tracé de ce déplacement antéro-postérieur simultanément avec celui du sternum (fig. 13). On voit qu'ici encore les deux mouvements sont synchrones ; les côtes, en même temps qu'elles sont tirées en dehors par l'action des muscles inspirateurs, sont aussi portées en avant.

En résumé : *au moment où le sternum atteint la limite supérieure de son déplacement vertical, il est à son maximum de projection en avant, ainsi que les coracoïdes et les clavicules,*

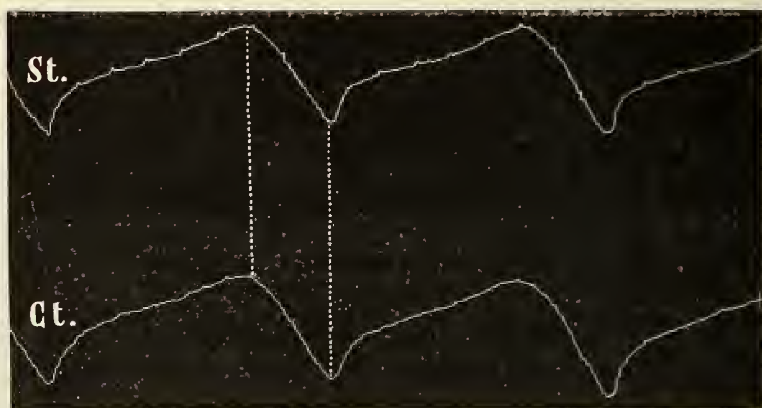


Fig. 13. — Canard. Mouvement vertical du sternum *St*, et mouvement antéro-postérieur des côtes *Ct*.

ainsi également que les côtes qui présentent d'autre part leur maximum de dilatation transversale. Les mouvements de tous ces leviers osseux commencent et finissent ensemble.

§ 2. Muscles respiratoires.

13. — On sait depuis longtemps que chez les Oiseaux, contrairement à ce qui a lieu chez les Mammifères, l'enceinte costale, dans les mouvements respiratoires normaux, est active en expiration aussi bien qu'en inspiration. Le fait trouve son explication dans la petitesse du poumon qui, n'occupant qu'une faible partie du thorax, est incapable de réagir efficacement sur les côtes, et dans l'existence des infundibula broncho-réceptaculaires par lesquels l'air peut s'échapper de tous côtés dans les sacs aériens, disposition anatomique qui s'oppose au bon fonctionnement d'un mécanisme d'expiration comparable à celui des Mammifères.

Les muscles inspirateurs sont :

1° Les *élévateurs antérieurs* des côtes, au nombre de trois paires dans le Pigeon, qui s'attachent d'une part aux côtes antérieures, d'autre part aux dernières vertèbres cervicales. Ce sont les analogues des scalènes des Mammifères ;

2° Les *élévateurs postérieurs*, qui prennent appui d'un côté sur les apophyses uncinées, de l'autre sur la colonne vertébrale dans sa région dorsale ;

3° Les *intercostaux externes*, distribués entre les côtes sternales aussi bien qu'entre les côtes vertébrales ;

4° Le *triangulaire du sternum*, fixé à la partie antérieure de cet os et aux côtes sternales. Il est à remarquer que ce muscle agit comme expirateur chez les Mammifères ;

5° Le *costo-scapulaire*, attaché à l'omoplate et aux côtes vertébrales.

Les muscles expirateurs sont :

1° Les *muscles abdominaux :* l'*oblique externe ;* il va des apophyses uncinées à la face ventrale de l'abdomen, où il se transforme en une membrane tendineuse transparente qui s'attache au bord libre du bréchet ; l'*oblique interne :* il s'étend de la dernière côte à l'os pubis auquel il est soudé par une large base ; enfin le *grand droit* et le *transverse*, moins importants que les précédents ;

2° Les *intercostaux internes* qui croisent, comme chez les Mammifères, les intercostaux externes.

On sait très bien comment ces muscles peuvent, en raison de leurs relations anatomiques, actionner la cage thoracique. On trouvera dans l'important mémoire de Sibson[1] des planches fort bien faites, représentant la musculature de l'appareil respiratoire, et des schémas figurant les mouvements des côtes et du sternum. Mais il importe beaucoup de savoir si *tous* ces muscles entrent réellement en jeu dans la respiration normale.

[1] Sibson, *Philosoph. Transact.*, 1846.

14. Muscles abdominaux. — Chez les Mammifères, les muscles abdominaux n'interviennent que dans les *expirations forcées*, l'expiration ordinaire étant due en grande partie à l'élasticité du poumon. Le poumon des Oiseaux, nous l'avons déjà dit, est incapable de produire à lui seul l'expiration. Les intercostaux internes, eu égard à leur faible développement, ne paraissent jouer dans cet acte qu'un rôle secondaire. Les muscles abdominaux, plus puissants, pourraient agir énergiquement sur le sternum et les côtes; mais, quand ils se contractent, ils compriment les sacs aériens postérieurs. Or, il *faudrait* que ces muscles fussent inactifs pour laisser les sacs abdominaux se dilater librement au moment de l'expiration thoracique (7).

Voici, en effet, ce que dit Paul Bert à ce sujet : « Nous verrons que, fréquemment, après la section des nerfs pneumogastriques, apparaît un rythme qui se rapproche du rythme régulier des Tortues et dans lequel le second temps de l'expiration paraît bien être dû à l'intervention des muscles expirateurs, des muscles de l'abdomen. Mais dans l'expiration ordinaire, ceux-ci ne pourraient guère entrer en jeu, car leur action s'exercerait sutout pour empêcher le reflux de l'air dans les sacs aériens abdominaux, et ce reflux a parfaitement lieu. Ce sont là, du reste, des sujets peu explorés[1]. »

Il est nécessaire d'élucider ce premier point.

La peau de l'abdomen est coupée chez un Pigeon, sans perte sensible de sang, et les muscles abdominaux sont mis à nu. On *voit*, sur l'animal couché, ces muscles se contracter régulièrement en expiration. Laissons l'oiseau en liberté, debout sur ses pattes : la contraction des muscles abdominaux s'opère encore.

Elle se produit vers la fin de l'expiration, au moment où son action est le plus utile. Lorsque la respiration est bien calme, nous pouvons constater, en effet, que l'expiration se fait en

[1] Paul Bert, page 368.

deux temps : dans le premier, le plus court, elle est brusque ; elle paraît due à l'élasticité du thorax (les faits qui suivent le démontrent). Dans le second temps, interviennent les muscles abdominaux et aussi les intercostaux internes. Sur un oiseau *couché*, l'élasticité du thorax se manifeste dans toute sa force, car la masse intestinale, ne reposant plus sur le sternum, n'oppose aucune résistance à l'expiration ; au contraire, le poids du sternum et des muscles pectoraux peut la favoriser à son début et accentuer sa vitesse. Les tracés des figures 10, 11, 12, 13 sont frappants sous ce rapport.

Si nous examinons l'animal *debout*, les choses changent. L'élasticité de la cage thoracique a maintenant à vaincre le poids du sternum, des muscles pectoraux et surtout des viscères abdominaux. Ceux-ci exercent à l'extrémité du long bras de



Fig. 14. — Pigeon intact. Tracés du sternum : *a*, animal couché sur le dos ; *b*, debout.

levier constitué par le sternum une pression qui ne permet pas au thorax de réagir si vivement que dans le cas précédent. Aussi le relèvement de la courbe respiratoire est-il moins rapide ; de plus, la course verticale du sternum est légèrement diminuée ; pour ces deux raisons, les angles formés par la ligne d'inspiration avec la ligne respiratoire sont plus ouverts (fig. 14).

Nous avons d'autres moyens d'analyse.

15. — Sectionnons transversalement tous les muscles abdominaux, en suivant le bord libre de la dernière côte. La peau de l'abdomen est recousue par-dessus cette large incision.

Animal couché. — La dilatation thoracique s'est accrue. L'expiration, très brusque au début, se ralentit rapidement ; il y a un

repos bien accusé (fig. 15). Voici, selon nous, la raison de cette modification du rythme respiratoire. En inspiration, la résistance passive due à l'élasticité des muscles abdominaux ayant disparu, le mouvement du sternum est plus accentué qu'à l'état normal (dans le rapport 9/5 environ[1]). Aussi l'élasticité du thorax intervient-elle avec plus de force, la courbe se relève verticalement ; dans le deuxième temps de l'expiration, nous



Fig. 15. — Pigeon, couché. Muscles abdominaux sectionnés. Tracé du sternum.

devons voir nécessairement l'action des muscles intercostaux internes, mais cette action est faible et ne resserre que fort peu la cage thoracique. C'est à ce moment que les muscles abdominaux auraient *achevé* l'expiration ; la durée de leur contraction est marquée par le repos qu'indique la figure.

Animal debout. — Nous retrouvons, plus nettes, les différences signalées il y a un instant. Il n'y a plus de repos à la fin



Fig. 16. — Pigeon, debout. Muscles abdominaux sectionnés. Tracé du sternum.

de l'expiration : c'est que l'élasticité du thorax ne peut s'exercer en toute liberté à cause de la pression de l'intestin sur le sternum ; le relèvement de la courbe se fait lentement, vraisembla-

[1] Ce graphique nous est fourni par le même Pigeon qui a donné ceux de la figure précédente. Il n'est pas possible, en général, de comparer sous le rapport de l'amplitude deux mouvements enregistrés avec un simple palpeur. Mais, dans le cas particulier qui nous occupe, la différence est assez sensible pour qu'on puisse en retirer une indication utile.

blement sous la double influence de l'élasticité thoracique et de la contraction des intercostaux internes (fig. 16).

Nous remarquerons ici combien il importe de tenir compte, dans certaines expériences de physiologie, de la position de l'animal. On voit combien les tracés des figures 15 et 16, pris à quelques minutes d'intervalle sur le même animal, sont différents.

16. — Pour éviter d'opérer la section des muscles abdominaux et pour nous rapprocher davantage des conditions de la respiration normale, nous pouvons supprimer l'action de ces muscles en les paralysant. Il suffit pour cela de sectionner la moelle épinière au niveau du point d'insertion de la dernière côte. De cette façon, nous ne détruisons pas la résistance passive qu'opposent les muscles abdominaux à l'inspiration. Aussi n'observons-nous plus, en expiration, le temps de repos signalé ci-dessus ; sur l'animal couché, le rythme respiratoire ne diffère pas sensiblement du rythme normal. Mais sur l'animal maintenu droit (soutenu par le cou et par le bassin, la paralysie des membres postérieurs ne lui permettant plus de se tenir tout seul dans cette position), on constate que les mouvements du sternum présentent *une très faible amplitude* ; c'est que l'expiration ne se fait pas complètement. Si l'animal est posé sur le sol, le ventre en bas, son sternum est immobilisé ; on voit alors la cage thoracique recommencer à se dilater fortement, la colonne vertébrale est soulevée tout entière. Le poids de toute la région dorsale de l'animal suffit pour produire l'expiration.

La paralysie des muscles abdominaux entraîne une baisse sensible dans la ventilation pulmonaire, preuve que ces muscles, soit en assurant une constriction plus énergique du thorax, soit en comprimant les sacs aériens postérieurs, interviennent dans les mouvements normaux de la respiration. Pour nous en convaincre, nous mettrons la trachée d'un Pigeon intact en relation avec un tambour enregistreur, en interposant un vase de capacité convenable. L'animal debout fournit le tracé *a* (fig. 17). Après avoir paralysé le train postérieur, nous prenons

un nouveau tracé *b* en maintenant l'animal dans la même position ; l'amplitude des mouvements respiratoires a visiblement diminué. Cette méthode, qui n'est pas susceptible d'une grande précision, nous sera cependant utile lorsque nous voudrons simplement constater, sans chercher à *mesurer* le gain ou la perte, si la ventilation augmente ou diminue.

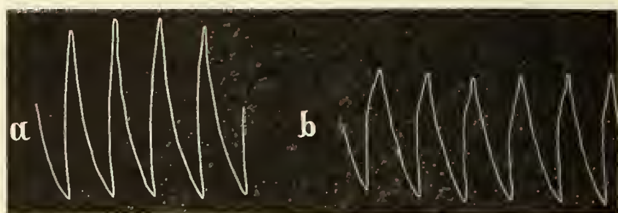


Fig. 17. — Pigeon. Respiration par la trachée : *a*, intact ; *b*, muscles abdominaux paralysés.

Ainsi le fait est acquis ; les muscles abdominaux se contractent normalement en expiration. Toutefois leur rôle n'est pas tellement important qu'on ne puisse les supprimer pendant un temps assez long sans danger pour l'animal ; un Pigeon a survécu huit jours à une section circulaire complète de ces muscles.

17. Intercostaux internes. — On peut, sans tuer immédiatement l'oiseau, sectionner la moelle épinière au niveau de



Fig. 18. — Pigeon, couché. Section de la moelle épinière au niveau de la troisième vertèbre dorsale. Tracé du sternum.

la troisième vertèbre dorsale. Nous regarderons à ce moment comme complètement annulée l'action des intercostaux internes, en raison du faible développement des deux premières côtes (qui ne sont pas reliées au sternum). Cette section entraîne, il est vrai, la paralysie des intercostaux externes et des élévateurs postérieurs des côtes ; mais les élévateurs

antérieurs et le triangulaire du sternum suffisent pour produire l'inspiration. Nous obtenons le graphique suivant (fig. 18). Il y a un long repos en expiration. Les muscles expirateurs ne fonctionnant plus, l'expiration ne peut être due ici qu'à la *seule élasticité* du thorax. Sur l'animal debout le repos est bien moins marqué, pour les mêmes raisons que nous avons déjà signalées.

Dans certaines expériences où nous avions sectionné les muscles abdominaux, et pratiqué en outre d'autres opérations plus graves (section des côtes postérieures, etc.), nous avons

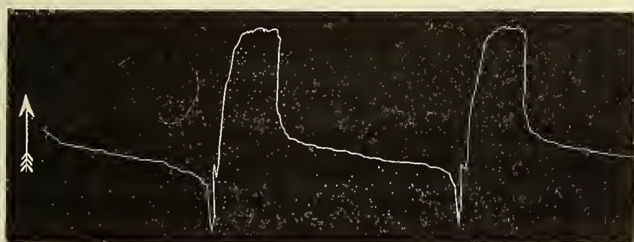


Fig. 19. — Expiration scindée. Pigeon. Tracé du sternum.

quelquefois recueilli, peu de temps avant la mort de l'animal, un tracé curieux rappelant tout à fait le rythme respiratoire des Tortues. Nous en donnons ici un exemple (fig. 19). L'expiration est très nettement scindée en deux temps. La section des nerfs pneumogastriques provoque un rythme analogue ; mais, dans le cas présent, aucune opération n'ayant été faite au cou, on ne peut attribuer à cette cause ce rythme anormal. Nous ne pouvons guère admettre, d'autre part, que le deuxième temps de cette expiration fractionnée soit amené par la contraction des intercostaux internes ; la descente de la courbe nous paraît trop tardive et trop prononcée pour reconnaître cette cause. Nous y voyons l'action du muscle *court claviculaire*. Ce muscle, considéré par quelques auteurs comme un faisceau accessoire du petit pectoral, correspondrait le mieux, d'après Vicq d'Azir, au sous-clavier des Mammifères ; il s'étend de l'os coracoïde aux articulations sterno-costales et au *processus cos-*

talis du sternum. Quand il se contracte il doit fonctionner comme expirateur. Mais nous pensons qu'il n'intervient qu'exceptionnellement, dans les expirations forcées, et qu'il ne doit pas figurer au nombre des muscles respiratoires ordinaires, car, sur un pigeon dont la moelle a été coupée au niveau de la troisième vertèbre dorsale, la section des deux plexus brachiaux (qui innervent les courts claviculaires), n'entraîne aucune modification appréciable dans le tracé du sternum.

18. Muscles inspirateurs. — Les muscles inspirateurs les plus importants ne sont pas certainement les intercostaux externes. Lorsqu'on les paralyse (sauf les deux premières bandes) en sectionnant la moelle à la hauteur de la troisième vertèbre dorsale, la respiration n'est pas arrêtée. Il est vrai que la ventilation diminue dans des proportions considérables, et, comme conséquence, la température de l'animal s'abaisse rapidement, mais il ne faut pas oublier que nous avons paralysé du même coup les élévateurs postérieurs des côtes qui sont très puissants.

Nous accordons la plus grande importance au triangulaire du sternum qui, grâce à la disposition de ses fibres, agit énergiquement sur cet os. Les mouvements respiratoires continuent en effet à s'effectuer, bien que fort réduits, sous l'action de ces seuls muscles, après la section des élévateurs antérieurs : tandis que la section de la moelle épinière au niveau de la deuxième dorsale, en paralysant le triangulaire du sternum, qui tire son nerf du deuxième rameau intercostal (Pigeon), amène immédiatement la mort de l'oiseau. Les élévateurs antérieurs restés intacts sont incapables, à eux seuls, de dilater suffisamment la cage thoracique.

Nous voyons que, par suite de l'absence d'un diaphragme musculeux actionné par un nerf d'origine cervicale, on ne peut supprimer chez les Oiseaux la respiration costale, ce qu'on fait si facilement chez certains Mammifères.

La section des muscles costo-scapulaires ne modifie en rien la respiration.

En résumé : les muscles inspirateurs sont : 1° Les élévateurs antérieurs, les élévateurs postérieurs et le triangulaire du sternum ; 2° en deuxième ligne, les intercostaux externes.

Les expirateurs essentiels sont les abdominaux.

Les intercostaux internes paraissent peu importants.

L'élasticité du thorax joue un grand rôle dans l'expiration ; elle peut suppléer pendant un certain temps à l'action des expirateurs.

La section de la moelle épinière au niveau de la deuxième vertèbre dorsale entraîne la mort brusque de l'animal par cessation de la respiration. Une section de la moelle est d'autant moins grave qu'elle est faite plus en arrière de ce point.

§ 3. Mouvements de la cage thoracique pendant le vol.

19. — Nous avons cherché à savoir si quelques muscles de la ceinture scapulaire ou des membres pouvaient venir en aide aux muscles respiratoires proprement dits dans l'agrandissement ou dans le resserrement de la cage thoracique ; si les pectoraux, par exemple, étaient capables, comme chez les Mammifères, de concourir à l'inspiration ; il importait aussi de savoir si le déplacement des os coracoïdes est actif, comme chez les Chéloniens, ou s'il est passif et sous la dépendance des mouvements du sternum.

Pour cela nous avons sectionné, sur un animal intact, les deux plexus brachiaux qui innervent tous les muscles de la ceinture antérieure et des membres. Le rythme respiratoire ne subit aucune modification. Le sternum fournit le tracé habituel ; les coracoïdes continuent à être poussés en avant en inspiration et sont ramenés en arrière en expiration. Dans le tableau suivant sont consignées : 1° L'amplitude des mouvements respiratoires, mesurée par le volume d'air rejeté à chaque expiration ; 2° la rapidité de la respiration ; 3° la ventilation par minute.

OBSERVATIONS		Volume d'une inspiration.	Mouvements respiratoires par minute.	Ventilation par minute.
Pigeon intact		4,35 cc	34	147 cc
Section des plexus brachiaux.	1/2 h. après . .	4,26	34	144
	6 h. —	4,55	35	159
	20 h. —	4,44	38	169

Ce tableau nous montre :

1° Que l'*amplitude* des mouvements respiratoires n'a subi aucun contre-coup de l'opération, car les variations des nombres de la première colonne sont de même ordre que celles qu'on observe sur l'animal intact à des moments différents, mais rapprochés ;

2° Le *nombre* des mouvements respiratoires n'a pas non plus changé ; ce facteur est tellement variable sur l'oiseau normal[1] que nous ne pouvons nous arrêter à des différences si minimes ;

3° La *ventilation par minute*, obtenue en faisant le produit des nombres des deux colonnes précédentes, est aussi restée sensiblement constante.

Ainsi : la section des plexus brachiaux n'est suivie d'aucun trouble dans les mouvements respiratoires, au moins dans les vingt-quatre heures qui suivent l'opération.

Cela ne prouve pas que les muscles des ailes ou de la ceinture scapulaire n'exercent *jamais* aucune action sur la cage thoracique : leur influence, si elle existe, ne se manifeste pas *au repos*, c'est tout ce que nous pouvons conclure de cette expérience.

20. — En est-il de même pendant le vol ?

[1] Le nombre ordinaire des mouvements respiratoires chez le Pigeon est 32. Mais il n'est pas rare de le voir monter à 60, et même à 100, quand l'oiseau est agité, quand il est, par exemple, sous l'empire d'une vive frayeur.

Le *grand pectoral* s'attache d'une part à l'humérus, d'autre part au sternum. Ce muscle fonctionne comme *abaisseur de l'aile*. Mais, en réalité, dans le vol ascendant, l'aile ne s'abaisse pas ou s'abaisse fort peu : quand le grand pectoral se contracte, l'aile rendue à peu près immobile par la résistance de l'air ne fait que basculer autour de son centre de pression ; c'est le sternum qui se déplace et entraîne avec lui le corps tout entier.

Headley[1] suppose que le sternum jouant alors le rôle de base d'appui, les mouvements respiratoires ont pour effet d'*élever* en inspiration la colonne vertébrale en la poussant en avant ; il fait remarquer que les Oiseaux respirent sans difficulté et peuvent même crier lorsqu'ils reposent à terre, couchés sur le sternum. La respiration serait ainsi complètement indépendante du vol ; ce n'est pas notre opinion. Il est certain que les Oiseaux peuvent respirer si l'on immobilise leur sternum ; le fait rapporté par Headley est exact. Nous avons de plus maintenu un Pigeon en l'air en le fixant par son seul sternum à l'aide d'une pince qui serrait fortement le bréchet ; il a continué à respirer avec assez de calme ; mais nous ne croyons pas pouvoir inférer de là que les choses se passent ainsi pendant le vol.

On sait que le nombre des coups d'aile, dans le vol ramé, est loin d'être le même que celui des mouvements respiratoires effectués par l'animal au repos. Le sternum étant sollicité d'un côté par les pectoraux, de l'autre par les muscles respiratoires, on doit se demander si ces influences agissent dans le même sens ou sont au contraire antagonistes. Les seules relations anatomiques de ces organes ne permettent pas de résoudre la question, en raison de la large surface d'insertion des grands pectoraux sur le sternum.

Marey, à l'aide d'un appareil ingénieux, a fait l'observation suivante sur un oiseau volant dans une chambre : « Un petit

[1] Headley, *Natur. Science*, vol. III, July, page 28-30.

mouvement d'expiration se produit à chacun des abaissements de l'aile, et une inspiration a lieu chaque fois que l'aile se relève. Le rythme de la respiration était vingt fois plus rapide que chez l'animal au repos (7 à 8 respirations par seconde chez le Pigeon[1]). Ce rythme m'a toujours paru se substituer absolument au rythme ordinaire pendant toute la durée du vol ; mais je n'ai guère pu observer de vol d'une durée plus grande que 6 à 8 secondes[2] ».

Il nous a été impossible de reprendre et de multiplier ces expériences, faute des appareils nécessaires, mais nous pouvons facilement constater que, sur l'animal au repos, la contraction

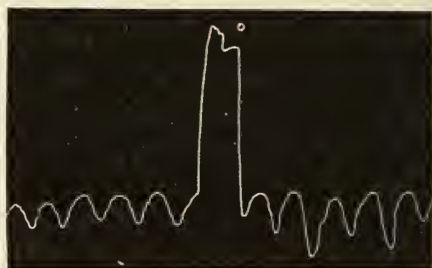


Fig. 20. — Excitation électrique du grand pectoral. Pigeon. Tracé du sternum.

des grands pectoraux détermine une expiration. Il suffit d'exciter électriquement ces muscles, le plus près possible de leur insertion humérale. Au moment où le courant est lancé dans le muscle une vive expiration se produit (fig. 20).

Ainsi pendant le vol les mouvements respiratoires sont subordonnés aux mouvements de l'aile.

Nous trouverions chez les Mammifères des faits analogues. Un homme qui gravit une pente raide, surtout s'il est chargé, ne fait par minute qu'un nombre très restreint d'inspirations. La même chose s'observe sur les chevaux et les bœufs soumis

[1] Lorsque le Pigeon vole en liberté, ce nombre est souvent plus faible.
[2] Marey, *Vol des Oiseaux*, Masson, 1890.

à un labeur pénible ; leurs mouvements respiratoires sont en quelque sorte subordonnés aux mouvements lents des membres. Dès qu'ils s'arrêtent pour se reposer, leur poitrine se dilate largement et précipite ses battements.

Chez les Oiseaux, les mouvements rapides de l'aile provoquent des mouvements respiratoires également rapides ; si leur amplitude est moindre, leur nombre a considérablement augmenté ; en somme, la ventilation pulmonaire s'accroît au lieu de baisser. Nous nous expliquons par là que la respiration continue à s'effectuer chez eux sans difficulté aux plus hautes altitudes. Dans l'ascension d'une haute montagne la raréfaction de l'air nous force à précipiter nos mouvements respiratoires, ce qui occasionne une fatigue considérable et de l'essoufflement ; mais chez les Oiseaux les battements de l'aile servant précisément à produire la ventilation, l'inspiration et l'expiration s'exercent sans le secours des muscles thoraciques. Nous nous sommes assuré que la ventilation artificielle de l'appareil respiratoire des Oiseaux produit une apnée complète. C'est ce qui doit arriver pendant le vol : il y a bien encore des mouvements respiratoires, mais *ils sont passifs, en inspiration et en expiration.* Ainsi l'inaction des muscles respiratoires n'entraîne pas l'immobilité des parois du thorax.

Dans le vol plané il est évident que le rythme normal doit se reproduire. Peut-être dans ce cas le sternum est-il fixe et la colonne vertébrale se soulève-t-elle comme dans l'Oiseau reposant sur le sol par sa face ventrale.

CHAPITRE II

POUMONS. — DIAPHRAGMES

§ 1. Poumons.

21. — Tous les auteurs qui ont parlé du poumon des Oiseaux, considérant son faible volume et se basant sur l'absence de plèvres autour de cet organe, lui refusent un rôle actif dans le mécanisme qui assure l'entrée et la sortie des gaz de la respiration.

« Le poumon, dit Sappey, intermédiaire à la trachée et aux réservoirs (diaphragmatiques), peut être comparé à une éponge placée sur le trajet du courant atmosphérique. Les mailles de cette éponge s'entr'ouvrent devant le fluide régénérateur, moins pour l'attirer que pour subir l'action vivifiante de son contact. Dans les Oiseaux l'aspiration a donc son siège en dehors des organes de l'hématose. Ce fait, qui établit entre leur respiration et celle des Mammifères une différence importante, les rapproche de quelques reptiles qui offrent, sous une forme plus simple, un mécanisme tout à fait analogue [1]. »

[1] Sappey, page 42.

Paul Bert pense de même : « Quant au poumon, pris entre les côtes et l'aponévrose du diaphragme costal, il n'a qu'une très faible tendance à suivre l'expansion thoracique, puisque les cellules qui l'accompagnent y satisfont incessamment[1]. »

Voici l'opinion de Campana : « Les poumons, dont la partie la plus épaisse est cachée dans l'angle vertébro-costal, et se trouve en contact avec une portion des côtes qui est immobile dans le sens transversal et peu mobile dans le sens longitudinal, ne sauraient être influencés à un degré notable par le jeu des côtes[1]. » Et il ajoute un peu plus loin : « La surface pulmonaire est étroitement adhérente par toute son étendue ; pour ne pas être tiraillée et même déchirée, il faut que les parties étrangères auxquelles elle tient ne puissent, même sous l'influence de la volonté, subir de déplacement considérable ; elles le transmettraient au viscère sous-jacent à son grand détriment. »

Il nous semble que ce sont là des raisons peu solides. On peut s'assurer facilement que les côtes vertébrales sont très sensiblement mobiles dans le sens transversal ; d'autre part la présence du tissu élastique très développé dans le poumon (Sappey) laisse supposer que ce tissu doit jouer un rôle important dans la respiration ; si l'existence de plèvres chez les Mammifères est un perfectionnement, leur absence chez les Oiseaux ne doit pas porter à conclure que le poumon ne peut être distendu sans être déchiré.

Quoi qu'il en soit, de l'avis général, le poumon est incapable d'être dilaté d'une manière efficace par l'action des côtes ; les sacs aériens, et plus spécialement les sacs diaphragmatiques, servent seuls à la ventilation pulmonaire. Nous allons démontrer le contraire.

22. — Pratiquons dans la paroi abdominale d'un Canard, d'une Poule ou d'un Pigeon, une incision en forme de T, la branche verticale du T étant dirigée suivant le plan médian, la

[1] Paul Bert, page 321.
[2] Campana, page 225.

branche horizontale à quelques millimètres en arrière de la pointe postérieure du sternum. En soulevant un peu le sternum et en déplaçant légèrement le foie et l'intestin on met en évidence les sacs diaphragmatiques et abdominaux. Fendons ces réceptacles dans toute leur longueur, à l'aide de ciseaux fins. Nous pouvons maintenant apercevoir au fond du thorax, de chaque côté du cœur, la paroi postérieure du sac interclaviculaire : nous la déchirons aussi avec des pinces. Enfin nous pratiquons une large ouverture à ce même sac en avant, entre les deux clavicules. Si les réceptacles aérifères jouent réellement dans la respiration, et à l'exclusion des poumons, le rôle aspirateur qu'on leur a attribué, leur destruction équivaut fonctionnellement à la section complète du diaphragme ou à l'ouverture du thorax chez les Mammifères, et doit, par conséquent, entraîner la mort par asphyxie en quelques secondes. *Il n'en est rien : l'animal respire encore*, par de violents efforts, il est vrai, mais le rythme respiratoire n'offre de différence avec le type normal que sous le rapport de l'amplitude des mouvements du thorax, considérablement exagérés ici, et du nombre des inspirations, notablement accru.

Le poumon, qu'on peut *voir* distinctement, subit des variations de volume appréciables ; on aperçoit à sa surface de petites taches sombres qui représentent les orifices de bronches superficielles, vus par transparence à travers la fine membrane diaphragmatique. Les dimensions de ces taches augmentent et diminuent régulièrement de volume à chaque mouvement de l'enceinte costale.

Les tracés de la figure 21 montrent les variations qu'entraînent dans la ventilation de la trachée les différentes phases de l'opération : la trachée a été mise en relation avec un tambour, après interposition d'un vase de capacité proportionnée à la taille de l'oiseau.

En *a*, nous voyons le tracé normal de la trachée ; il se modifie brusquement à l'instant où on sectionne (+) les sacs diaphragmatiques gauches. L'amplitude des oscillations du levier

diminue d'une manière extraordinaire ; la courbe présente des sinuosités dues à ce fait que l'air du tambour est en libre communication avec l'air extérieur par les infundibula bronchiques du poumon gauche, à présent à découvert. Le nombre des mouvements respiratoires augmente de plus du double. En *b*, les sacs diaphragmatiques droits ont été sectionnés à leur tour ; on déchire ensuite le sac interclaviculaire ainsi que les sacs abdominaux : le tracé de la trachée se réduit alors à une ligne droite *c*.

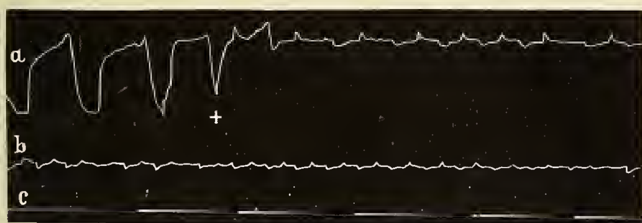


Fig. 21. — Section des sacs aériens. Pigeon Tracé trachéal.

Nous aurions pu aussi sectionner les parois réceptacles pendant que l'animal respirait dans un gazomètre enregistreur. La sensibilité de cet appareil étant moindre que celle du tambour, on voit, après l'ouverture des sacs moyens d'un seul côté, le chiffre de la ventilation tomber brusquement à 0.

Donc, l'air ne circule plus dans la trachée ; nous pouvons, comme dernière vérification, faire une ligature sur ce conduit : l'animal ne paraît pas s'en apercevoir. Il peut vivre *plusieurs heures* dans cet état.

Il n'y a pas à hésiter sur les conclusions à tirer de cette expérience que nous avons eu l'occasion de répéter plus de cinquante fois :

1° Les sacs détruits, il ne peut plus être question d'une *aspiration* ou d'une *injection* d'air dans le poumon due à leur action ; les sacs diaphragmatiques ne sont donc pas les *seuls organes inspirateurs*.

2° Le poumon, par le seul jeu des côtes (et du diaphragme ?)

augmente assez de volume pour provoquer un appel d'air capable d'assurer l'hématose.

3° L'air n'arrive plus dans le poumon par la trachée ; il y pénètre par les infundibula broncho-réceptaculaires.

23. — On objectera sans doute que, si le poumon peut fonctionner ainsi pendant quelques heures, à la suite de cette mutilation, c'est grâce à l'exagération des mouvements du thorax ; peut-être n'en est-il pas de même dans les conditions normales ?

En fendant la peau du dos sur un animal intact, nous mettons à nu les espaces intercostaux. Nous apercevons par transparence, sur un Pigeon jeune, la surface rosée du poumon, ainsi que les multiples orifices des bronches convergentes qui viennent aboutir aux bronches superficielles ; pendant l'inspiration et l'expiration, on voit le calibre de ces bronches dorsales varier d'une façon très appréciable.

D'autre part, si, après la section des sacs aériens, l'animal ne peut vivre au delà de quelques heures, on n'est pas en droit d'attribuer la mort à une diminution de l'activité respiratoire : la nature seule d'une semblable opération suffit pour amener la mort à bref délai, les viscères (intestin, foie, cœur, poumon) ne pouvant être impunément exposés à l'air un certain temps. Toutefois, il était intéressant de chercher à prolonger cette expérience en se rapprochant davantage des conditions de la respiration normale.

Recommençons l'opération de la façon suivante : au lieu de fendre simplement les sacs, nous arrachons sur la plus grande étendue possible les minces membranes qui les forment ; il est bon pour cela de prendre des Pigeons jeunes dans lesquels ces membranes sont d'une extrême délicatesse[1]. Nous introduisons

[1] Si l'on conserve assez longtemps un Pigeon ainsi opéré, on reconnaît que *les sacs aériens se reforment* par prolifération des bords des membranes déchirées. Une semaine, quelquefois moins, suffit généralement pour cette rédintégration des parties perdues. Les nouveaux sacs formés n'ont pas exactement la forme des anciens à cause des nombreuses adhérences qui se produisent en

ensuite entre le poumon, les côtes et les lobes du foie de petits sacs de caoutchouc à parois minces, convenablement gonflés d'air : ils occupent la place des réceptacles moyens. Nous en mettons un troisième dans l'espace sus-coracoïdien et deux autres dans l'abdomen pour remplacer le sac interclaviculaire et les réceptacles postérieurs. Nous rétablissons ainsi, autant que possible, les conditions naturelles de la respiration, avec cette différence que nos sacs artificiels ne sont pas en communication avec le poumon. Nous pouvons même nous rapprocher davantage de la réalité et reproduire l'antagonisme des vésicules moyennes et des vésicules extrêmes. On se sert d'un ballon allongé, s'étendant du poumon au cloaque. On voit l'abdomen s'affaisser en inspiration et se soulever en expiration, c'est-à-dire que, extérieurement, tout se passe comme sur l'Oiseau non opéré, et rien n'est plus facile à comprendre ; seulement, les parties thoracique et abdominale du sac artificiel communiquent ici largement et directement entre elles, tandis que sur l'animal intact le réceptacle abdominal est relié aux thoraciques par l'intermédiaire du poumon.

Les sacs de caoutchouc placés, on rapproche par des points de suture les lèvres des incisions musculaires ; on recoud la peau par dessus. Une fois dégagé de ses liens, l'animal ne semble pas souffrir beaucoup de cette substitution. Il respire régulièrement, se tient très bien sur ses pattes, marche sans difficulté et peut même voler un peu, mais faiblement. Nous avons conservé fort longtemps des Pigeons ainsi opérés. Nous pouvons admettre que l'aspiration due en temps ordinaire au jeu des sacs est ici à peu près complètement annulée. On pourrait objecter cependant que ces sacs de caoutchouc ne s'appliquant pas d'une manière très exacte sur toute l'étendue de la cavité réceptaculaire, une certaine ventilation, d'origine extra-pulmonaire, est encore possible. D'autre part, ces vésicules

plusieurs points entre différents organes. Les membranes régénérées sont plus épaisses que celles des sacs intacts.

artificielles, soumises à la pression des côtes et des muscles abdominaux, peuvent se déplacer, se dégonfler parfois et quelques jours après on les retrouve vides et plissées dans la cavité abdominale.

24. — Voici une manière d'opérer plus rigoureuse : nous faisons dans les parois des sacs aériens des fentes d'environ 1 centimètre par lesquelles nous introduisons de petites boulettes de coton qui, comprimées légèrement à l'aide d'une aiguille à pointe mousse, remplissent complètement les réceptacles d'une substance assez élastique qui ne gêne pas les mouvements respiratoires, peut rester en place indéfiniment et supprime toute aspiration. Le sac interclaviculaire sera rempli par une fente pratiquée dans sa région antérieure. On doit se contenter de garnir sa portion intrathoracique ; on ne peut songer à obstruer ses prolongements extrathoraciques. Cela suffit d'ailleurs, car les orifices bronchiques sont dans cette portion intrathoracique.

Ce procédé nous paraît le meilleur de tous ceux que nous avons employés : nous devons seulement prévenir ceux qui voudraient reproduire ces expériences qu'il y a tout intérêt, si l'on se propose de supprimer tous les sacs aériens, à fractionner l'opération ; sinon, on s'exposerait à des mécomptes. On devra donc, le premier jour, annuler l'action des deux diaphragmatiques d'un seul côté ; deux ou trois jours après on pourra opérer sur les autres diaphragmatiques, puis successivement sur les sacs abdominaux et le sac interclaviculaire[1]. Nous avons conservé plein de vigueur, pendant plus d'un mois, un jeune Pigeon ainsi traité. L'ayant sacrifié à ce moment, nous avons trouvé le coton tassé, formant dans chaque sac un bloc solide qui avait épousé la forme des organes périphériques et sur lequel la membrane des sacs était si bien appliquée de

[1] Lorsque l'opération porte uniquement sur les sacs extrêmes, elle réussit presque toujours ; il faut beaucoup de précautions lorsqu'on s'adresse aux sacs moyens.

toutes parts que la fonction de ces organes avait été complètement annihilée.

25. — Enfin voici un moyen plus rapide, plus commode, donnant des chances de réussite plus certaines, et non moins démonstratif que le précédent [1].

Déchirons, sur un Pigeon, les sacs diaphragmatiques et abdominaux, ainsi que la partie postérieure de l'interclaviculaire. Introduisons dans la cavité du corps un tube de verre ayant la forme ci-contre (fig. 22). L'extrémité libre de chacune des branches divergentes A, A', vient déboucher dans l'espace occupé primitivement par les sacs diaphragmatiques; la branche B fait saillie hors de l'abdomen. Après avoir soigneusement recousu et ligaturé les bords de la fente abdominale autour du tube B, nous recouvrons le bec d'une muselière en caoutchouc à fermeture hermétique et nous rendons la liberté à l'animal. Il respire sans aucune gêne par cette *trachée abdominale* qui, grâce aux mouvements du thorax, amène l'air jusqu'à la surface inférieure du poumon. Mais pour que cet air pénètre ensuite dans le *parenchyme pulmonaire* il faut bien que le poumon lui-même se dilate. Si nous enlevons la muselière (pour faire manger l'animal), nous pouvons fermer le tube abdominal. L'air est de nouveau appelé dans le thorax par la trachée, *en traversant le poumon*, exactement comme si les sacs fonctionnaient encore. Un pigeon ainsi opéré a vécu huit jours.

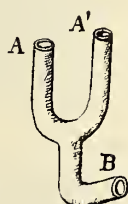


Fig. 22.

Donc : le poumon peut, dans les cas où les sacs ne fonctionnent plus, se passer de leur concours et attirer, par sa propre dilatation, l'air du dehors.

A cette conclusion nous ajouterons la suivante : l'antagonisme des vésicules moyennes et extrêmes est peut-être utile

[1] Cette question de la dilatation du poumon ayant une grande importance, on ne s'étonnera pas de nous voir accumuler preuve sur preuve pour la démontrer d'une façon irréfutable.

aux Oiseaux, mais sûrement n'est pas indispensable puisqu'on le supprime si facilement sans que l'animal en souffre aucunement.

26. — Une deuxième question se pose, qui pourra paraître superflue au premier abord tant la chose semble évidente, mais qui jusqu'ici n'a pas encore reçu de solution certaine : *à quel moment le poumon se dilate-t-il?*

Le poumon des Oiseaux ne saurait être comparé à celui des Mammifères ni à celui des Reptiles. Les côtes, il est vrai, peuvent le dilater en inspiration, mais comment les sacs aériens et le diaphragme agissent-ils sur lui? Les auteurs qui n'admettaient pas une dilatation efficace du poumon ne pouvaient cependant nier ses variations de volume, si faibles fussent-elles. Ils les attribuaient à l'influence des réceptacles.

Pour Sappey le poumon était gonflé en inspiration ; Campana admet le contraire : c'est au moment du rétrécissement du thorax que l'air des sacs moyens pénètre sous forte tension dans le parenchyme pulmonaire et le distend. L'existence d'un diaphragme à bords musculeux vient compliquer la question : on ne sait pas à quel moment il se contracte.

Nous avons vu qu'en ouvrant largement l'abdomen on arrive à voir distinctement le poumon dans toute son étendue ; rien n'est donc plus facile, semble-t-il, que de résoudre le problème; en réalité, l'observation pure et simple ne peut pas nous renseigner. On voit la surface concave du poumon changer de place et de forme, c'est tout ce qu'on peut dire. Le bord externe du poumon se relève en inspiration, cela n'est pas douteux : nous avons pu obtenir un tracé de cette partie de la surface pulmonaire (fig. 23). Mais la région la plus voisine de la colonne vertébrale paraît s'abaisser *légèrement* à ce moment (fig. 24). C'est ce qui peut nous expliquer les divergences que nous signalions il y a un instant dans les opinions de Sappey et de Campana. Il est possible qu'ils aient constaté *de visu* le mouvement de la surface libre du poumon, bien qu'on n'en trouve aucune preuve précise dans leurs travaux, et qu'ils

aient porté leur attention, l'un sur le bord externe, l'autre sur le bord interne de l'organe respiratoire.

Nous avons dû renoncer à nous appuyer seulement sur ces mouvements superficiels et chercher une autre méthode d'investigation.

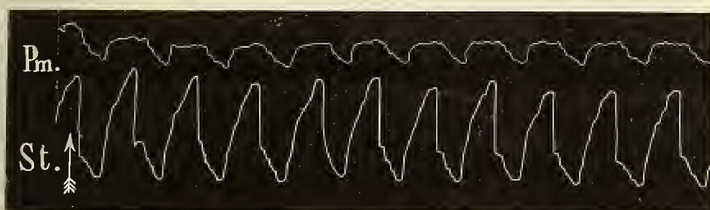


Fig. 23. — Pigeon. Dilatation du poumon. *St*, tracé du sternum.

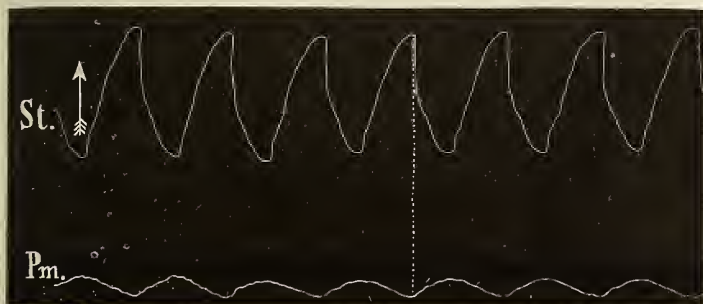


Fig. 24. — Pigeon. Dilatation du poumon. *St*, tracé du sternum.

En observant attentivement les petites taches du poumon, soit sur sa face diaphragmatique, soit sur sa face dorsale, nous les voyons changer de dimension pendant les mouvements respiratoires : elles augmentent de diamètre en inspiration et diminuent en expiration. C'est une première indication.

27. — Tous les sacs étant largement déchirés, mettons la trachée en communication avec un tambour enregistreur *sans interposition d'un flacon rempli d'air ;* au contraire nous devons chercher à diminuer le plus possible la longueur et le diamètre du tube qui relie le poumon au tambour afin de réduire à son minimum la masse gazeuse extrapulmonaire. Souvent, en effet, faute d'avoir pris ces précautions, nous

n'avons obtenu pour le tracé de la trachée qu'une ligne droite (fig. 21); et encore, en les observant, n'arrive-t-on avec un animal volumineux tel que le Canard qu'à recueillir un graphique des moins accentués (fig. 25). Malgré son imperfection il nous montre cependant que la dilatation du poumon coïncide avec l'inspiration thoracique. Mais nous pouvons obtenir des tracés plus nets et augmenter, pour ainsi dire à volonté,

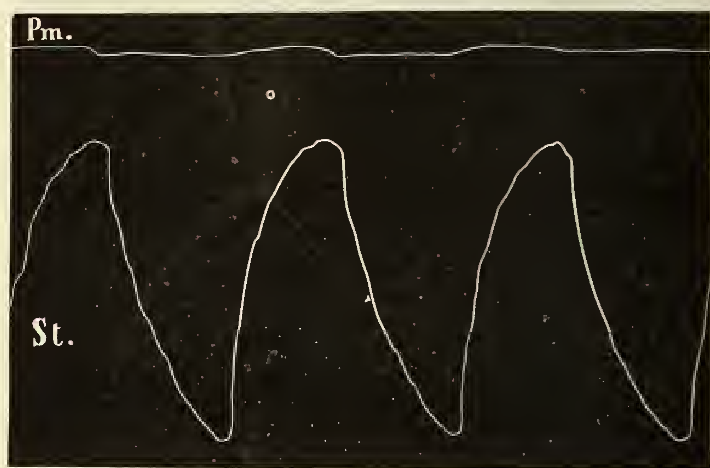


Fig. 25. — Canard. Dilatation du poumon. *St*, tracé du sternum ; *Pm*, tracé de la trachée.

l'amplitude de la courbe grâce à l'artifice suivant : il n'y a qu'à obturer quelques-uns des orifices broncho-réceptaculaires, ce à quoi on arrive facilement en déposant sur chacun une goutte épaisse de plâtre sur le point de faire prise. L'expérience peut être faite sans difficulté sur les infundibula des sacs abdominaux et diaphragmatiques postérieurs. En diminuant ainsi le nombre des larges bronches par lesquelles l'air arrive si facilement au parenchyme pulmonaire, on force la trachée à reprendre son service normal, en même temps que les mouvements respiratoires sont amplifiés par suite de la difficulté qu'éprouve le poumon à assurer une ventilation suffisante. On obtient des courbes telles que celle de la figure 26, fournie

par un Pigeon : cette fois l'hésitation n'est plus permise : *la dilatation du thorax est accompagnée de la dilatation du poumon.* La question est donc résolue dans le sens qu'on pouvait prévoir.

Notre tracé doit nous arrêter un instant : il présente en effet des particularités dignes de remarque. Les deux mouvements

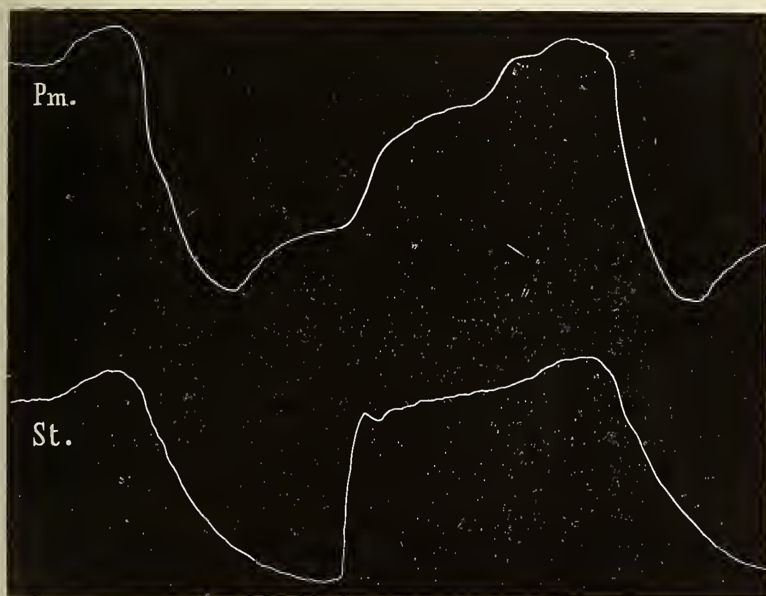


Fig. 26. — Dilatation du poumon. *St*, tracé du sternum. *Pm*, tracé de la trachée.

ne paraissent pas synchrones dans toute leur étendue. Les deux inspirations commencent exactement en même temps, mais le sternum continue à s'élever quand le poumon semble déjà en voie d'affaissement. Ce défaut de parallélisme n'est qu'apparent. Dans le premier moment de l'inspiration, l'air de la trachée est raréfié, la membrane du tambour est déprimée ; lorsque le thorax arrive au voisinage de sa limite d'expansion, il y a dans la vitesse du mouvement inspiratoire un ralentissement marqué. La dilatation du poumon à ce moment n'est ni assez sensible,

ni assez rapide pour influencer l'air de la trachée. N'oublions pas que cet air est en libre communication avec le milieu extérieur par de nombreuses bronches : la membrane déprimée du tambour revient à sa position d'équilibre, son élasticité étant alors supérieure à la force inspiratrice du poumon. L'appareil enregistre donc un mouvement qui, en somme, n'a pas été exécuté par le poumon. Nous voyons, en effet, que le relèvement de la courbe se produit d'abord lentement, tandis qu'il devient très accentué au moment où le thorax entre en expiration.

Ce point admis, il nous reste une autre question à examiner : *Quels sont les agents de la dilatation du poumon ?* Nous devons songer tout de suite : 1° aux côtes ; 2° au diaphragme.

§ 2. Diaphragmes.

28. Côtes. — L'action des côtes est indiscutable. En inspiration, elles se portent en dehors : donc elles augmentent le diamètre transversal du poumon. En se portant d'autre part en avant, elles élargissent les espaces intercostaux. Cette action s'ajoute à la première. Mais le diamètre sterno-vertébral du poumon augmente-t-il ?

29. Diaphragme pulmonaire. — Hunter et Sappey font intervenir le plan fibreux appelé diaphragme pulmonaire. D'après ces auteurs, les languettes musculaires qui attachent ce diaphragme aux côtes se contractent en inspiration ; cette contraction a pour résultat de soulever légèrement le poumon.

Paul Bert suspend son jugement : « A quel moment le diaphragme se contracte-t-il ? pendant l'inspiration, pour aider l'action de l'expansion thoracique, ou pendant l'expiration, pour que le poumon reste perméable à l'air qui reflue des réservoirs sous-cutanés ? Personne ne pourrait prononcer sur cette question et je ne vois pas trop comment on pourrait arriver à la résoudre expérimentalement sans troubler gravement les actes respiratoires ».

Campana ne partage pas l'opinion de Sappey : « Le diaphragme pulmonaire des Oiseaux est surtout une membrane aponévrotique : les languettes musculaires que cette membrane possède sur une partie de la circonférence règlent avant tout sa tension et la tension circonférentielle des infundibula. C'est la partie aponévrotique qui chez le Poulet recouvre le poumon et même lui adhère lâchement. Elle est solidement fixée sur toute l'étendue de la ligne médiane à la crête épineuse antérieure; son déplacement est donc fort limité. » Il admet en outre que la contraction de ces languettes se produit en expiration.

Il serait difficile, après cela, d'être fixé clairement.

D'abord nous savons que, contrairement à ce que pensait Paul Bert, on peut mettre le poumon à nu, et, par conséquent, *voir* le diaphragme sans trop troubler l'acte respiratoire. Or, sur un animal de grand volume (Canard), on peut s'assurer que les fibres musculaires du diaphragme se contractent en *expiration*. Nous l'avouons, imbu de cette idée que le poumon avait en grande partie besoin du diaphragme pour se dilater, nous attendions un autre résultat. Les faits sont là : il n'y a pas à les discuter, mais seulement à essayer de les expliquer.

Les auteurs qui se rangent à l'opinion de Sappey déclarent, en se basant sur la forme concave de la surface libre du poumon que le diaphragme ne saurait se contracter sans dilater le poumon. Nous ne le croyons pas : si le diaphragme était tout entier musculeux, si surtout sa voussure était plus prononcée, si enfin ses fibres tiraient perpendiculairement à la surface pulmonaire, rien ne serait plus juste ; mais l'action des languettes musculaires s'exerçant *tangentiellement*, il faudrait, pour amener le diaphragme à la forme plane, une force que ces languettes ne possèdent pas. On sait quelle difficulté on éprouve à tendre une toile pesante d'une certaine surface, ou un long câble, un fil télégraphique, etc., on dépense une grande force de traction tangentielle sans arriver à rendre la toile parfaitement plane, le câble ou le fil parfaitement rectiligne ; alors que le moindre effort, appliqué de bas en haut en leur milieu, permet-

trait de le ramener à la hauteur des points périphériques, ou extrêmes. Il en est de même du diaphragme; l'*élasticité* du parenchyme pulmonaire représente le *poids* de la toile ou de la corde à laquelle nous faisions allusion ci-dessus.

Mais l'action des languettes musculaires, qui est nulle à ce point de vue, n'est pas à négliger si nous envisageons seulement la *tension* du diaphragme. Ici la contraction musculaire utilise toute sa puissance. Cette tension a pour effet de maintenir béants, d'agrandir les orifices bronchiques et les bronches elles-mêmes des infundibula au moment où, par suite de la rétraction du poumon, ces orifices risqueraient, en se rétrécissant, de s'opposer plus ou moins au passage de l'air venu des sacs; et en effet, le tiers antérieur du diaphragme, qui ne possède pas d'orifices bronchiques [1], n'a pas non plus de languettes musculaires sur ses bords.

La tension doit rester et reste sensiblement constante; si, en expiration, la membrane est tendue par la contraction des muscles diaphragmatiques, elle est tendue également en inspiration, mais passivement, par l'écartement des côtes.

Ces considérations nous paraissent de nature à expliquer comment le diaphragme peut se contracter en expiration sans empêcher pour cela le poumon de diminuer de volume. Ajoutons que cette contraction, quand elle est énergique, soulève très légèrement le poumon au voisinage du rachis (fig. 24).

30. — Lorsqu'on a ouvert tous les sacs aériens et mis le poumon à nu, on est frappé de l'amplitude des mouvements de l'enceinte costale. On conçoit que la suppression d'organes de ventilation aussi importants que les sacs doive être compensée par une dilatation énergique du thorax destinée à augmenter la ventilation propre du poumon. Mais dans les conditions ordinaires de la respiration, les mouvements des côtes sont moins sensibles. Nous croyons cependant que le poumon est dilaté tout autant que dans l'expérience précédente, grâce à

[1] Quelquefois on y trouve l'infundibulum du sac cervical.

une action adjuvante du diaphragme (qui ne se manifeste plus dès que l'abdomen est largement ouvert). Cet effort perpendiculaire à la surface pulmonaire, dont nous parlions tout à l'heure, existe : mais il n'a pas sa cause dans la contraction des languettes musculaires. La dilatation de la cage thoracique s'accompagne d'une raréfaction de l'air dans les sacs moyens. Cette diminution de pression a pour effet d'appeler l'air extérieur par la trachée, mais tout d'abord la *membrane diaphragmatique*, obéissant elle-même à cet appel, doit être *attirée en dedans*, entraînant avec elle le parenchyme pulmonaire, qu'elle doit par conséquent dilater. La contraction du thorax favorise l'expulsion des gaz du poumon par une action inverse, en augmentant la voussure du diaphragme.

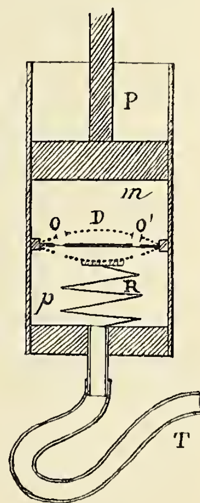


FIG. 27.

L'appareil suivant (fig. 27) permet de saisir ce mécanisme. Dans un large tube de verre se meut un piston P. Un diaphragme de caoutchouc D, percé d'un certain nombre d'orifices O, O'... rangés en cercle, est disposé perpendiculairement à l'axe du tube. Un léger ressort R rattache ce diaphragme à un bouchon qui ferme l'ouverture inférieure du corps de pompe, lequel est mis en communication avec l'air ambiant par un tube T. Le cylindre de verre nous représente la cage thoracique, et la membrane de caoutchouc le diaphragme pulmonaire ; le tube T figure la trachée ; le mouvement alternatif du piston dans le corps de pompe produit le même effet que la dilatation ou la contraction du thorax. L'espace *m* représente la cavité des sacs moyens ; l'espace *p* serait occupé par le poumon. Si l'on manœuvre le piston, même avec une assez faible vitesse, on voit la membrane de caoutchouc devenir alternativement concave et convexe du côté du piston, bien que l'air puisse passer librement par les orifices O, O'... de la chambre *m* dans la chambre *p*, et réciproquement.

Nous nous garderons bien d'attribuer à ce rôle du diaphragme une grande importance : cette action, toutefois, ne doit pas être négligée.

Ainsi : le poumon se dilate sous la double influence d'une dilatation transversale due à l'élargissement du thorax et d'une dilatation sterno-vertébrale amenée par le déplacement du diaphragme sous l'influence de la raréfaction ou de la compression de l'air dans les sacs moyens. Quant aux muscles diaphragmatiques, ils ont pour fonction de tendre l'aponévrose ; pour que cette tension soit constante, il faut qu'ils se contractent en expiration, ce qui a été observé.

31. — Il est facile de démontrer que l'action de ces muscles diaphragmatiques n'est pas absolument indispensable (au moins pendant un certain temps) dans le mécanisme respiratoire. Les filets nerveux qui se rendent aux languettes musculaires proviennent des rameaux intercostaux, qui prennent naissance sur la colonne vertébrale par paires et en série régulière[1]. Nous avons vu qu'on peut sectionner la moelle épinière au niveau de la troisième vertèbre dorsale sans tuer l'animal. Cette section amène la paralysie du diaphragme qui se trouve réduit à l'état de membrane inerte. Les phénomènes respiratoires n'en continuent pas moins à se produire régulièrement. Il en est de même si l'on sectionne simplement les nerfs intercostaux qu'on aperçoit par transparence sous les muscles intercostaux, opération difficile, mais qu'on peut cependant mener à bien.

Le résultat est tout différent si l'on détache le diaphragme du poumon lui-même[2], ce qui est relativement facile, la membrane aponévrotique adhérant assez lâchement au tissu pulmonaire. La séparation effectuée, ce tissu s'affaisse au-dessous du diaphragme qui reste *tendu* et la mort survient à bref délai.

[1] Ces particularités anatomiques nous montrent que le diaphragme des Oiseaux est loin de correspondre, anatomiquement aussi bien que physiologiquement, à celui des Mammifères dans lequel la moelle épinière n'envoie qu'un seul nerf phénique.

[2] Après avoir ouvert les sacs moyens.

Nous ferons, à propos de la facilité avec laquelle le diaphragme se laisse détacher du poumon, la remarque suivante. La surface propre du poumon peut se déplacer légèrement, parallèlement à la surface du diaphragme, sans que le contact cesse d'être parfait entre ces deux surfaces. En prenant comme points de repère quelques taches du poumon et un vaisseau sanguin du diaphragme, on constate nettement que les taches se rapprochent et s'éloignent alternativement du vaisseau. Cela nous explique que le poumon puisse se dilater sans se déchirer, contrairement à l'opinion de Campana. Le poumon des Oiseaux peut donc jouer en toute liberté, comme celui des Mammifères, au moins vers l'intérieur; la plèvre est remplacée chez eux par un tissu conjonctif peu résistant qui assure au poumon et au diaphragme des mouvements en quelque sorte indépendants.

Ainsi, en résumé, les muscles diaphragmatiques n'ont pas pour fonction de dilater le poumon, soit en expiration, soit en inspiration, mais simplement de tendre l'aponévrose qui le recouvre. Si le rôle du diaphragme avait dû être actif, sa voussure eût été plus prononcée et les muscles, au lieu de rester confinés à la périphérie, se fussent développés dans toute son étendue. Malgré son inertie, la membrane diaphragmatique a une grande importance : elle violente la forme naturelle du poumon et le force à rester dilaté, même en expiration forcée, comme chez les Mammifères ; enfin, sous l'influence des variations de pression de l'air des sacs intrathoraciques, elle peut plus ou moins agir sur le poumon pour le dilater ou le comprimer.

32. **Diaphragme thoraco-abdominal.** — Ce diaphragme est innervé par le sympathique. Il nous a été impossible d'expérimenter sur cette membrane fibreuse, qui ne présente que des fibres musculaires insignifiantes, autrement que par la section, après laquelle nous n'avons remarqué aucun trouble respiratoire. Sappey, se basant sur sa conformation anatomique, écrit : « lorsqu'il se contracte, il tend à se rapprocher,

comme celui des Mammifères, de la forme d'une surface plane; par conséquent, la contraction de ce muscle a pour effet de le ramener en arrière en refoulant dans ce sens les viscères abdominaux[1]. » Est-il possible d'admettre que des fibres si rares et si courtes aient une action quelconque sur l'énorme masse des viscères? Nous pensons qu'elles ont uniquement pour rôle de tendre cette membrane. Peut-être ce diaphragme représente-t-il anatomiquement, comme le dit Sappey, les piliers du diaphragme des Mammifères, mais physiologiquement on ne peut en aucune façon le comparer à ces derniers.

§ 3. Respiration artificielle.

33. — Lorsqu'on pratique la respiration artificielle chez les Mammifères, si la ventilation est assez forte, il se produit de l'apnée : les muscles respiratoires cessent d'agir, le thorax n'est plus dilaté que passivement sous l'action du soufflet. Il en est de même chez les Oiseaux, mais la conformation de l'appareil respiratoire de ces animaux permet de mieux observer ce phénomène. Il est possible, en effet, d'injecter l'air par la trachée et de le faire sortir par les orifices des sacs préalablement ouverts. Rien n'empêche de substituer un courant d'air *continu* à l'injection *intermittente* qu'on est forcé de faire chez les Mammifères. Voici ce que nous avons pu constater :

1° Si l'orifice expirateur (percé par exemple dans la paroi thoracique) est insuffisamment étroit, le thorax, sous l'influence d'un courant termittent produit par un soufflet, continue à se dilater et à se resserrer (passivement); l'apnée se manifeste immédiatement. Si l'on emploie un courant d'air continu, obtenu à l'aide d'une trompe soufflante, le thorax reste gonflé en inspiration tout le temps que dure la respiration artificielle.

2° Si l'on ouvre largement tous les sacs, on peut encore,

[1] Sappey, page 27.

en injectant par la traehéeun courant d'air assez puissant et intermittent, provoquer de faibles mouvements du thorax (fig 28) ; c'est le poumon qui agit sur les eôtes, et eelles-ci, à leur tour, soulèvent le sternum : c'est une preuve que la dilatation normale du thorax dilate assez le poumon pour appeler l'air dans son intérieur sans l'offiee des sacs.

3° Si le eourant d'air est peu intense et incapable de dilater légèrement le thorax, l'apnée ne persiste pas : e'est une preuve que dans les mouvements respiratoires normaux, si le poumon ne se dilatait pas, les grandes bronehes seules seraient ventilées par le eourant d'air dû au jeu des saes aériens.

4° Lorsqu'on fait cesser la respiration artificielle l'apnée persiste quelques secondes; l'air pur contenu dans le poumon eonstitue une faible réserve d'oxygène ; quand elle est épuisée les mouvements respiratoires reprennent, d'abord lentement, puis très régulièrement (fig. 28).

5° La respiration artifieielle peut se pratiquer en faisant arriver l'air par un sae abdominal et le faisant sortir par les sacs diaphragmatiques ou par la trachée.

6° Au moment où commenee l'apnée une expiration profonde se produit et persiste pendant toute la durée de la respiration artificielle (fig. 28, en *b*), lorsque l'apnée cesse, les expirations reprennent leur amplitude première. Dans la respiration normale le thorax n'atteint donc pas le degré maximum de contraction dont il est capable.



Fig. 28. — Pigeon. Respiration normale (*a-b*), (*d-e*); respiration artificielle (*b-c*). Tous les sacs ouverts. Tracé du sternum.

CHAPITRE IV

RÔLE DES SACS AÉRIENS DANS LE MÉCANISME DE LA RESPIRATION

§ 1. Objections à la théorie de l'antagonisme.

34. — De tous les phénomènes respiratoires qu'on peut observer chez les Oiseaux, celui qui, dans un premier examen, sollicite et fixe tout d'abord l'attention est assurément l'antagonisme si remarquable qui se manifeste dans le jeu des sacs moyens et des sacs extrêmes ; pendant l'inspiration les sacs diaphragmatiques se dilatent avec l'enceinte costale, appelant à la fois dans leur intérieur l'air de la trachée et l'air des sacs extrathoraciques : ceux-ci sont alors en expiration et se vident partiellement ; le thorax, se contractant ensuite, chasse les gaz qui le remplissent en partie dans la trachée, en partie dans les sacs extrathoraciques qui se gonflent à ce moment. Quand les sacs moyens présentent leur maximum de réplétion, les sacs extrêmes ont leur minimum de charge, et réciproquement. Découvert par Perrault en 1666, cet antagonisme n'a jamais été mis en doute depuis cette époque ; tous les auteurs qui se sont occupés de la question ont au contraire cherché à confir-

mer les observations de ce savant naturaliste soit par la voie expérimentale, soit par des considérations anatomiques, de sorte que ce point est aujourd'hui considéré comme définitivement acquis à la science.

Cependant, à les regarder de près, les faits ne nous paraissent pas aussi clairs qu'on veut bien le dire ; pour l'instant, nous n'en voulons d'autre preuve que la diversité des opinions de ces mêmes auteurs lorsqu'il s'agit d'expliquer la circulation de l'air dans le poumon, problème qui se pose tout naturellement après l'assertion ci-dessus.

Sappey, Paul Bert, Campana, après avoir comme leurs prédécesseurs constaté l'antagonisme, sont amenés à rechercher en quoi cette complication, survenant d'une manière si imprévue dans un phénomène partout ailleurs si simple, peut bien être utile aux Oiseaux. Les réceptacles servent, cela est indiscutable, à ventiler énergiquement le poumon ; mais comment s'effectue cette ventilation ? L'air traverse-t-il deux fois le parenchyme pulmonaire, ou une fois seulement? Dans ce dernier cas, est-ce en inspiration ou en expiration ? Comment les sacs extrêmes seraient-ils des organes de ventilation efficaces puisqu'ils reçoivent non pas l'air atmosphérique, mais celui qui vient des sacs moyens, air que ceux-ci tiennent eux-mêmes du poumon? Autant de points sur lesquels personne ne peut répondre sans hésitation. Il paraît singulier cependant qu'un acte si important et si net, qui semble dominer toute la physiologie de la respiration d'une classe entière de vertébrés, ne soit pas susceptible d'une interprétation plus précise.

Une revue sévère des données anatomiques nous a conduit à penser que l'on s'est beaucoup exagéré l'importance de ce mécanisme respiratoire : voici quelques objections qui nous semblent de nature à la restreindre.

35. — 1° Les sacs abdominaux, qui font partie des *extrathoraciques*, ne sont pas situés tellement hors du thorax que cette dénomination le laisse supposer. Rien n'est plus difficile, à cause de la faible obliquité du diaphragme thoraco-abdominal

sur le rachis, que de déterminer ce qu'on doit entendre au juste par *cavité thoracique* chez les Oiseaux. Ce qui est certain, c'est que l'extrémité libre du sternum s'avance généralement fort loin vers la partie postérieure du corps et dépasse toujours le poumon d'une longueur très appréciable; les dernières côtes, surtout si l'on envisage le sommet de leur angle sterno-vertébral et non pas seulement leurs points d'insertion sur le rachis, s'étendent également fort en arrière. La dernière, et quelquefois l'avant-dernière, n'a même aucun contact avec le poumon. Dès lors, les sacs abdominaux, qui s'attachent au bord postérieur du poumon, seront, dans toute leur région voisine de cet organe, et au moment de l'inspiration, soumis à une dilatation : cette action, chez le Canard, s'exerce sur une longueur de plusieurs centimètres et tend à contre-balancer en partie l'effet de la compression qui, théoriquement, doit se produire en cet instant dans les sacs abdominaux. Le phénomène sera encore plus marqué dans le Foulque ; les sacs abdominaux de cet animal sont fort petits et plongent dans le thorax sous les diaphragmatiques postérieurs (Roché).

D'ailleurs cette même région antérieure des sacs abdominaux n'est séparée latéralement des réservoirs moyens postérieurs que par le diaphragme thoraco-abdominal. Nous savons que ce diaphragme n'est pas un muscle comparable à celui des Mammifères ; c'est une membrane surtout fibreuse, extrêmement mince, qui doit se déprimer facilement et devenir convexe du côté des sacs moyens lorsque la dilatation du thorax produit une diminution de pression dans ces mêmes cas. C'est ce qu'il est facile de constater en ouvrant largement l'abdomen de l'animal tout en respectant les sacs moyens postérieurs. On voit la paroi flottante de ces sacs, doublée par le diaphragme, se rapprocher des côtes en inspiration et s'en écarter en expiration (fig. 29). Sur l'animal debout et libre ces déplacements de la membrane réceptaculaire sont évidemment moins accusés parce qu'elle est alors appliquée par une plus grande surface sur le foie et l'intestin ; il en résulte cependant une action

sur les sacs abdominaux, action dont on doit tenir compte, si faible qu'elle soit.

D'autre part, pour ce qui concerne la région postérieure de ces mêmes réservoirs, nous savons que les muscles oblique externe et oblique interne, qui agissent comme compresseurs de la cavité abdominale, se contractent en expiration (14); ils

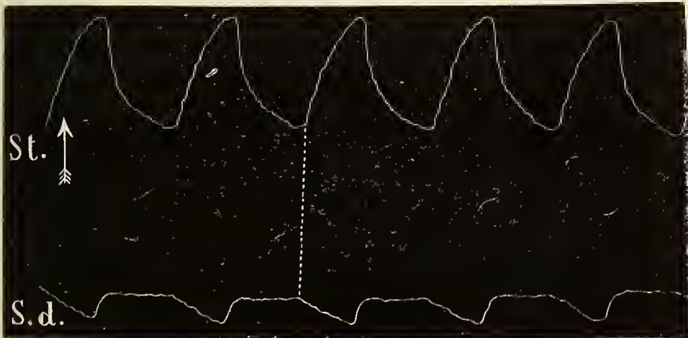


Fig. 29. — Pigeon. Tracés simultanés du sternum *St* et de la membrane du sac diaphragmatique postérieur *Sd*. Les ascensions de la courbe inférieure correspondent au gonflement de la paroi du sac pendant l'expiration thoracique.

tendent par conséquent à s'opposer à la dilatation des sacs postérieurs qui serait provoquée par l'arrivée de l'air chassé en cet instant des sacs diaphragmatiques.

36. — 2° Le sac *interclaviculaire*, à son tour, est profondément engagé dans le thorax, plus encore que les sacs abdominaux. On lui a parfois donné des noms qui expriment cette situation: Sappey l'appelle *thoracique*. Natalis Guillot partage tous les réceptacles en deux groupes seulement, et non en trois : l'un, *thoracique*, comprenant, avec les diaphragmatiques, le sac interclaviculaire ; l'autre *abdominal*.

Le sac interclaviculaire est en rapport avec les côtes sternales, avec la première côte vertébrale ; il s'étend des os coracoïdes aux réservoirs diaphragmatiques antérieurs, au contact desquels il se trouve ; on aperçoit très nettement sa partie postérieure après avoir lacéré les sacs moyens. Il envoie sous ces derniers un prolongement important. « Chez beaucoup d'Oi-

seaux, dit M. Roché, la poche claviculaire envoie en avant du cœur, et quelquefois jusqu'à l'extrémité postérieure du sternum (Dentirostres), un long diverticule s'étendant entre cet os, le cœur et les réservoirs diaphragmatiques[1]. » La longueur totale de la partie de ce sac qui, depuis les os coracoïdes, pénètre dans le thorax, n'est pas inférieure dans le Canard à 6 ou 7 centimètres.

Or, nous avons montré (**11**) que les coracoïdes ne sont pas immobiles, mais se portent en avant en inspiration. Toute la région *intrathoracique* du sac interclaviculaire, fort développée comme nous venons de voir, dans certaines espèces, doit donc se dilater au même moment et au même titre que les réservoirs diaphragmatiques.

Les réceptacles cervicaux, placés au-dessus de l'interclaviculaire et qui descendent aussi au-dessous des réceptacles moyens antérieurs, doivent participer à cette dilatation, quoique à un degré bien moindre.

37. — 3° Inversement, les sacs diaphragmatiques postérieurs, qualifiés d'*intrathoraciques*, dépassent souvent les côtes en arrière ; ils s'étendent dans le Canard jusqu'à 4 centimètres au delà du sommet sterno-vertébral de la dernière côte et ne sont dépassés que de 4 ou 5 centimètres par l'extrémité postérieure des sacs abdominaux ; mais chez la plupart des Oiseaux ils vont plus loin encore (toutes proportions gardées) et sont véritablement thoraco-abdominaux (Roché). En inspiration, cette partie extra-thoracique du sac diaphragmatique postérieur, recouverte par un tégument mou, doit avoir une tendance à s'affaisser, et par suite à contrarier l'action aspiratrice de la partie antérieure. Aussi Campana écrit-il : « Suivant moi, les seuls réceptacles qui ressentent tout l'effet de l'agrandissement de l'enceinte costale sont les deux réceptacles moyens supérieurs[2], parce que seuls ils sont en rapport avec les côtes

[1] Roché; page 29.
[2] (= antérieurs).

sternales et la portion correspondante des côtes vertébrales... Les réceptacles moyens inférieurs[1] situés plus en arrière ressentent plus faiblement l'effet de l'ampliation thoracique. »

Serons-nous donc obligés d'admettre que les deux sortes de sacs diaphragmatiques n'agissent pas de concert? Le schéma de la page 8 fera, mieux que toute description, ressortir ces dispositions anatomiques qui sont, on ne peut le nier, un obstacle sérieux à la circulation de l'air dans l'appareil respiratoire telle qu'on la comprend aujourd'hui.

38. — Ajoutons encore, comme cas particuliers, les trois détails anatomiques suivants :

Campana a montré qu'il y a dans le Coq une communication directe extrapulmonaire entre le sac interclaviculaire et le sac diaphragmatique antérieur[2]. M. Roché a constaté que dans l'Oie de Magellan le sac diaphragmatique postérieur gauche présente un diverticule abdominal considérable, qui communique avec la portion intrathoracique par une boutonnière percée dans le diaphragme abdominal[3]. Nous regardons ces faits comme contraires à la théorie de l'antagonisme, car l'air aurait plus de tendance à passer par ces orifices qu'à travers le poumon de la cavité intrathoracique dans la cavité extrathoracique, ou réciproquement, en raison de la résistance moindre qu'il éprouverait dans le premier trajet.

L'Aptéryx possède des sacs abdominaux si peu apparents qu'on a nié parfois leur existence ; en réalité ils remontent assez haut dans la cage thoracique ; les sacs antérieurs ne font qu'une très petite saillie hors du thorax (Owen). Nous ne voyons pas que la respiration soit moins active chez lui que chez les autres.

39. — 4° Hunter, puis Sappey, en sectionnant l'humérus d'un Canard et en oblitérant la trachée, ont pu conserver l'animal

[1] (= postérieurs).
[2] Campana, page 213.
[3] Roché, page 57.

vivant pendant un certain temps. Cette expérience étant difficile à exécuter sur le Canard, et tout à fait impossible sur les Oiseaux dont l'humérus n'est pas très aérifère, on peut la modifier de la façon suivante : on ouvre largement, sur un oiseau quelconque, les deux réservoirs abdominaux et le réservoir interclaviculaire ; on peut alors faire sans inconvénient une ligature à la trachée, l'animal continue à respirer sans trop de gêne. C'est une preuve que l'air des sacs extrêmes *peut* passer dans les sacs moyens avec la plus grande facilité, et inversement ; mais cela démontre-t-il que la chose ait lieu *normalement ?* Pas le moins du monde. Si l'on voulait s'appuyer surtout sur cette expérience pour défendre la théorie de l'antagonisme, nous en pourrions tirer une autre conclusion, qui n'est pas en faveur de cette même théorie :

Le volume des réservoirs extrêmes étant toujours considérable par rapport à celui des réservoirs moyens (quatre fois plus grand au minimum), comment se fait-il que ceux-ci ne reçoivent pas des premiers, en inspiration, une quantité d'air suffisante pour les alimenter entièrement, sans qu'il soit, pour cela, besoin de l'air du dehors ? en d'autres termes : comment expliquer que l'air extérieur soit amené par l'étroite ouverture des narines à travers les fosses nasales, la fente glottique et le long tube trachéal, trajet dans lequel il doit éprouver une assez grande résistance, alors que par des bronches courtes et nombreuses les sacs extrêmes pourraient envoyer assez d'air pour satisfaire presque immédiatement à l'appel provoqué par les sacs moyens ? C'est en vain que nous chercherions dans les auteurs une réponse à cette question qui cependant a son importance.

Essayons de nous rendre compte de ce qui se passe.

Les sacs moyens des Oiseaux, pas plus que les poumons des Mammifères, ne se vident complètement en expiration, comme on peut s'en assurer *de visu*, les mouvements du thorax ne sont pas assez étendus pour cela. Prenons comme exemple le Pigeon.

Voici, d'après M. Roché, les volumes comparés des différents groupes de sacs :

Sacs antérieurs. .	15 cc	Sacs diaphragm. .	11 cc
Sacs abdominaux .	38		
Total . . .	53 cc		

Supposons, pour fixer les idées, que la *moitié* de l'air des sacs moyens soit expulsée à chaque contraction de l'enceinte costale, ce qui est beaucoup dire. Le volume d'air qui sortira des réservoirs diaphragmatiques sera $\frac{11^{cc}}{2} = 5^{cc}\,5$. Nous pouvons évaluer à 2 centimètres cubes au maximum l'air qui est expulsé par les poumons eux-mêmes, soit en tout $7^{cc}5$. Le chiffre moyen d'une expiration trachéale est $4^{cc}5$. Il nous reste donc $7^{cc}5 - 4^{cc}5$, ou 3 centimètres cubes seulement à répartir entre les 53 centimètres cubes des sacs extrêmes ! Cette énorme disproportion ne s'explique pas.

M. Roché, en présence des résultats qu'il avait obtenus, avait lui-même émis des doutes sur l'efficacité de l'antagonisme : « Il résulte des comparaisons volumétriques auxquelles je faisais appel tout à l'heure, que les sacs diaphragmatiques ayant une capacité fort peu considérable par rapport à leurs congénères des extrémités, ne peuvent, si l'antagonisme signalé plus haut est réel, faire subir, à l'air de ces sacs mêmes, autre chose qu'un mouvement d'oscillation aux différents temps de l'acte respiratoire. Dans aucun cas, ce jeu antagoniste des réservoirs ne peut amener les sacs postérieurs ou antérieurs à se vider ou à se remplir pendant l'inspiration ou l'expiration[1]. »

40. — En nous plaçant maintenant au seul point de vue chimique, il est facile de voir que l'existence des sacs extrêmes est loin de constituer un avantage pour l'oiseau. En effet, puis-

[1] Roché, page 95.

que ceux-ci reçoivent un air qui, déjà vicié dans les sacs moyens, est obligé de traverser deux fois le poumon avant de retourner dans ces mêmes sacs, la théorie exige que les gaz qui pénètrent dans ces réceptacles moyens et qui viennent, d'une part, de la trachée et du poumon, d'autre part, des réservoirs extrathoraciques, renferment des proportions $\frac{a}{100}$ et $\frac{c}{100}$ d'acide carbonique telles que, par leur mélange, ils forment dans les sacs moyens un air en renfermant $\frac{b}{100}$, la relation suivante existant entre a, b et c :

$$a < b < c$$

C'est en effet ce qu'admettaient Sappey, Paul Bert et Campana, sans s'être livrés, du reste, à des analyses comparatives. Les sacs moyens reçoivent donc des sacs extrêmes de l'air plus chargé qu'eux-mêmes en acide carbonique. Donc, si les sacs extrathoraciques étaient supprimés (la ventilation des sacs moyens restant la même), l'air impur qu'ils cèdent à ces derniers serait remplacé par une égale quantité d'air pur venu du dehors, ce qui évidemment vaudrait bien mieux, et cette suppression n'empêcherait pas d'ailleurs le parenchyme pulmonaire d'être traversé par l'air à l'aller et au retour.

Enfin, nous avons vu (**22**) que les Oiseaux peuvent vivre plus ou moins longtemps après qu'on a déchiré tous les sacs, ainsi que le diaphragme thoraco-abdominal. Dans ce cas, il ne peut plus être question d'antagonisme. Si la suppression de ce mécanisme n'entraîne chez les Oiseaux aucun trouble respiratoire, nous devons penser qu'il n'a pas une grande importance.

Cette dernière raison, jointe aux précédentes, nous porte à conclure que cette action opposée des sacs moyens et des sacs extrêmes n'est nullement nécessaire.

Nous allons plus loin, et nous déclarons que cet antagonisme n'existe pas normalement, que les réceptacles intrathoraciques

et les réceptacles extrathoraciques se dilatent et se contractent ensemble ; qu'ils sont, en un mot, *synagonistes*[1].

§ 2. Théorie du Synagonisme.

41. — Avant d'appuyer par des preuves directes cette nouvelle manière de voir, nous allons essayer d'expliquer comment on a pu se méprendre jusqu'ici sur le véritable jeu des sacs aériens. L'erreur vient uniquement, croyons-nous, de ce fait qu'on n'a pas observé les phénomènes respiratoires dans des conditions normales. On a l'habitude, quand on veut expérimenter sur un oiseau vivant, de le coucher sur le dos en le fixant solidement par les quatre membres, ce qui s'explique tout naturellement par le besoin où l'on est d'immobiliser des animaux de leur naturel fort vifs et souvent très désagréables à manier[2]. Certes, dans cette position, l'antagonisme est manifeste, au moins extérieurement, on ne peut songer à le mettre en doute. Mais est-on sûr de n'avoir pas troublé les actes respiratoires ?

Pour que les phénomènes soient plus accentués, on opère généralement sur des animaux volumineux. C'est sur une Oie vivante que l'Académie des Sciences, en 1689, étudiait les mouvements respiratoires pour constater l'antagonisme découvert par Perrault longtemps auparavant ; c'est sur un Canard que Paul Bert faisait la même démonstration à ses auditeurs

[1] Nous emploierons ce terme de préférence à celui de *synergiques* pour l'opposer plus symétriquement à celui d'antagonistes.

[2] Sappey. « Si l'on prend un oiseau d'un certain volume, par exemple un Coq ou un Canard, si on le couche sur le dos, si on le maintient dans cette position par des liens jetés sur ses quatre membres, et si on pratique une large ouverture aux parois thoraciques, on voit, etc... Sur un palmipède de même volume et disposé de la même manière, si on met à nu les sacs abdominaux et la partie antérieure du sac thoracique, on observe que ces sacs se dépriment et se vident au moment où le thorax se dilate et se tuméfient ou s'emplissent au contraire pendant qu'il s'affaisse. » Page 41.

dans son cours professé au Muséum : c'est sur le Canard que Sappey a fait son beau travail, c'est enfin sur le Coq que Campana a publié son important mémoire. Prenons donc, comme sujet d'expérience, un animal assez gros, un Canard par exemple, et supposons-le couché sur le dos.

Le sternum, en se soulevant, n'a pas à entraîner la masse intestinale, qui presse de tout son poids sur les sacs postérieurs et favorise ainsi leur affaissement. Le foie, qui est au contact des sacs diaphragmatiques, est tiré en avant en inspiration par suite de la diminution de pression qui se produit dans ces sacs ; il fonctionne comme une sorte de piston qui, faisant le vide derrière lui, détermine une dépression des téguments abdominaux. On peut penser aussi qu'il comprime plus ou moins la portion antérieure des sacs abdominaux, celle qui est en rapport avec le poumon. Si l'orifice broncho-réceptaculaire n'est pas complètement obturé, du moins pouvons-nous admettre que la circulation de l'air est rendue plus difficile et que les sacs abdominaux sont pour ainsi dire momentanément isolés du poumon. Les sacs diaphragmatiques n'étant séparés des abdominaux que par le diaphragme abdominal, quand les premiers seront en état de vide relatif, la partie antérieure des seconds se dilatera aussi, et cette action s'ajoutera à la précédente pour accentuer la dépression des parois abdominales. Rien n'est plus facile que de reproduire expérimentalement cet antagonisme apparent avec des sacs de caoutchouc allongés, convenablement gonflés d'air. On introduit la moitié d'un de ces sacs dans le thorax, l'autre moitié étant placée dans l'abdomen. Il y a un antagonisme des plus marqués entre les deux parties intrathoracique et extrathoracique de ce sac.

C'est sans doute par un mécanisme analogue que le même résultat est produit en avant. Le cœur, par son poids, obture plus ou moins les orifices du sac interclaviculaire et surtout du sac diaphragmatique antérieur. La portion intrathoracique du sac interclaviculaire, en se dilatant, appelle l'air de la partie extrathoracique ; le sac diaphragmatique antérieur, recevant

avec peine l'air de la trachée, agit sur le sac interclaviculaire qui lui est accolé, pour le dilater plus fortement encore et accentuer la dépression de sa partie extrathoracique ; d'ailleurs cet affaissement des téguments, à la partie antérieure du thorax, n'est facile à constater que chez les Palmipèdes, dont le sac interclaviculaire fait saillie au dehors plus que dans tous les autres ordres[1].

Mais supposons l'animal debout : les choses changent immédiatement.

42. — Le sternum s'abaisse en inspiration ; ce mouvement, au lieu d'être contrarié, est maintenant favorisé par le poids de la masse intestinale qui agit à l'extrémité du long levier constitué par le sternum. L'abdomen, au lieu de remonter à ce moment, *descend avec le sternum.* En expiration le sternum remonte, soulevant avec lui les organes abdominaux, aidé dans cette action par les muscles expirateurs oblique externe, oblique interne, etc.

C'est là un premier point, un fait capital, dont l'importance est évidente, et que nous n'avançons pas sans l'avoir vérifié bien des fois sur des Pigeons, des Poules et des Canards. Les tracés des figures 30, 31, 32, ont été pris sur des animaux laissés libres sur la table à expérience. Ils montrent, avec le dernier degré d'évidence, que la concordance est aussi parfaite qu'on peut le souhaiter, et les deux courbes présentent cependant des différences de détail telles qu'on ne peut nier l'indépendance des deux mouvements. Il est extrêmement difficile d'obtenir chez ces oiseaux une immobilité suffisante pour pouvoir enregistrer leurs mouvements. Il faut s'armer de patience et attendre, quelquefois fort longtemps, l'instant favorable. Mais rien n'est plus facile que de *voir* simplement

[1] Sappey conclut de ses expériences : « L'expérimentation établit donc rigoureusement que, pendant la dilatation du thorax, les sacs diaphragmatiques et les poumons se dilatent, etc., etc. » Il faut modifier cette conclusion de la manière suivante : « L'expérimentation établit rigoureusement, *sur un animal couché*, etc. »



Fig. 30. — Pigeon, debout. Mouvements synchrones du sternum *St* et de l'abdomen *Ab*.

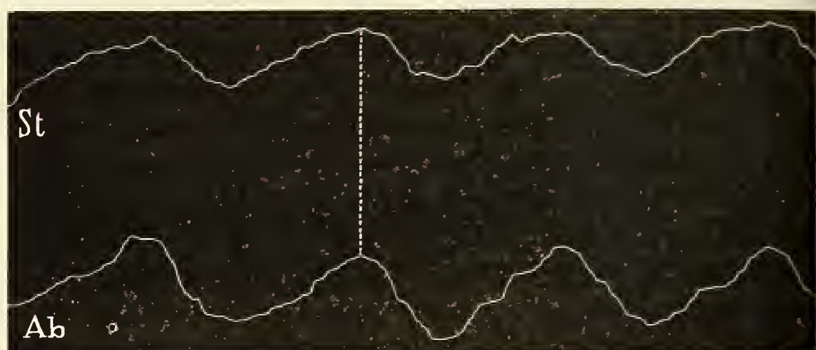


Fig. 31. — Poule, debout. Mouvements synchrones du sternum *St* et de l'abdomen *Ab*.

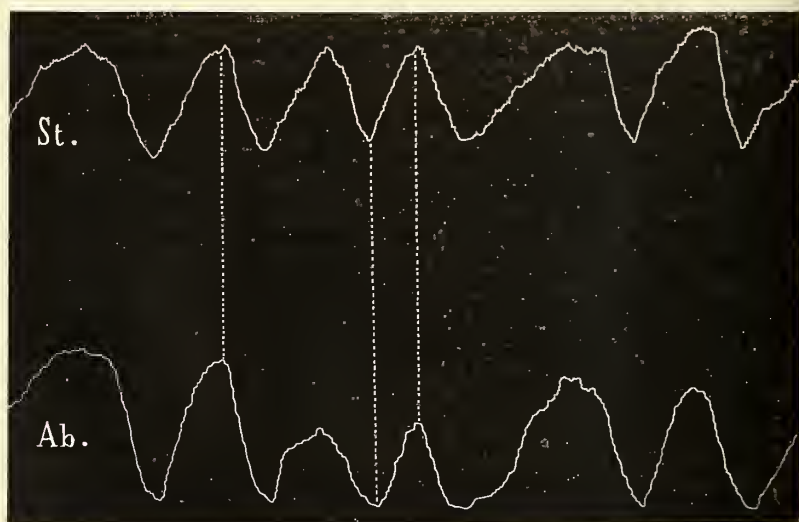


Fig. 32. — Canard, debout. Mouvements synchrones du sternum *St* et de l'abdomen *Ab*.

le synchronisme des mouvements sternaux et abdominaux si l'on a eu soin de dénuder l'abdomen sur une assez grande étendue. Lorsqu'il s'agit d'animaux de faible poids, tels que les Pigeons, on peut, après les avoir couchés sur le dos et fixés par les quatre membres, enregistrer leurs mouvements dans cette situation, puis renverser la planchette à laquelle ils sont liés et les tenir suspendus en l'air. Le tracé se modifie immédiatement; l'antagonisme observé tout d'abord se transforme en un synagonisme indiscutable.

Nous avons trouvé dans la *Physiologie* de Colin, dans le chapitre relatif à la respiration des Oiseaux, quelques réflexions qui montrent que l'auteur avait deviné en quelque sorte ce fonctionnement des sacs postérieurs en s'appuyant uniquement sur ce fait que les muscles abdominaux doivent se contracter en expiration : « Cet antagonisme ne me paraît pas aller aussi loin que le disent Campana et divers physiologistes. Lors de l'inspiration, l'air extérieur doit être appelé à la fois dans les sacs thoraciques et les abdominaux, seulement beaucoup plus dans les premiers que dans les seconds, puisque le thorax s'agrandit largement, tandis que l'abdomen éprouve un simple relâchement. Au moment de l'expiration l'air doit être chassé à la fois de ces deux groupes, puisque, simultanément, le thorax et l'abdomen se resserrent. L'interclaviculaire et les cervicaux qui, à l'extérieur, n'ont rien pour les dilater ni les resserrer, se trouvent seuls dans des conditions spéciales. L'expiration dans les Oiseaux s'opère essentiellement par la contraction des muscles abdominaux... Ces muscles relèvent les viscères abdominaux, les poussent en avant et compriment les cellules aériennes qui entourent ceux-ci[1]. »

Il y a dans ces lignes, qui ne nous sont tombées sous les yeux qu'assez tard et nos recherches sur ce point complètement terminées, une première protestation contre la théorie de l'antagonisme. Bien qu'elle ne soit appuyée d'aucune preuve expé-

[1] Colin, *Traité de physiologie comparée des animaux*, page 309, Baillière, Paris, 1888.

rimentale, nous éprouvons un certain plaisir à la rapporter. En effet, malgré des observations multiples et des expériences dix fois répétées, qui nous avaient donné des résultats non contestables, ce n'est pas sans de très grandes hésitations que nous nous voyions amené, par la force des choses, à renverser une doctrine si ancienne, soutenue par des savants tels que Perrault, Méry, Sappey, etc., et à laquelle Paul Bert avait donné une dernière consécration par l'emploi des appareils enregistreurs. Aussi nous estimons-nous heureux d'avoir été quelque peu précédé dans cette voie par M. Colin, et de pouvoir nous appuyer sur l'autorité d'un physiologiste si éminent.

Ainsi, *sur la ligne médiane*, l'abaissement de la paroi ventrale, et par suite de l'intestin tout entier, entraîne nécessairement une dilatation des sacs abdominaux, et cette dilatation concorde avec celle que produisent sur la partie de ces sacs voisine du poumon l'abaissement du sternum et la dilatation des sacs diaphragmatiques.

Ne nous hâtons pas toutefois de poser la conclusion qui semblerait dès maintenant s'imposer, à savoir que les sacs abdominaux sont *inspirateurs* au même titre que les diaphragmatiques. Si l'abdomen, dans sa région inférieure et inféro-latérale, est réellement soumis à une dilatation, sa partie supéro-latérale subit à ce moment une compression, extrêmement faible il est vrai, immédiatement au-dessous et en arrière du bassin. C'est ce qu'exprime le schéma ci-contre (fig. 33) qui représente une section transversale du corps au niveau de l'abdomen.

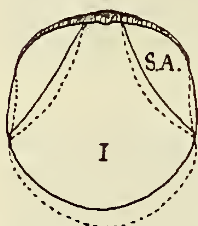


Fig. 33. — SA, sac abdominal ; I, intestin ; ...... Inspiration. —— Expiration.

Le premier effet de la dilatation due à l'abaissement de l'intestin est de provoquer une diminution de pression qui amène immédiatement une dépression de la paroi du corps au voisinage du bassin, mais cette même paroi, tendue par le poids des viscères *(ce qui n'a pas lieu sur l'animal renversé)*, ne

peut fortement fléchir en dedans ; aussitôt sa limite d'élasticité atteinte, la dilatation définitive se fait sentir.

D'ailleurs il est à remarquer que la portion du tégument qui se déprime le plus est voisine des côtes, et appartient par conséquent plutôt aux sacs diaphragmatiques postérieurs qu'aux abdominaux. Quoi qu'il en soit, il y a, en somme, aspiration. Nous allons le prouver directement.

43. — Détruisons les sacs diaphragmatiques en les déchirant largement, de façon à annuler leur action ; ouvrons aussi à la partie antérieure du thorax le sac interclaviculaire ; introduisons alors dans un sac abdominal d'abord une boulette de

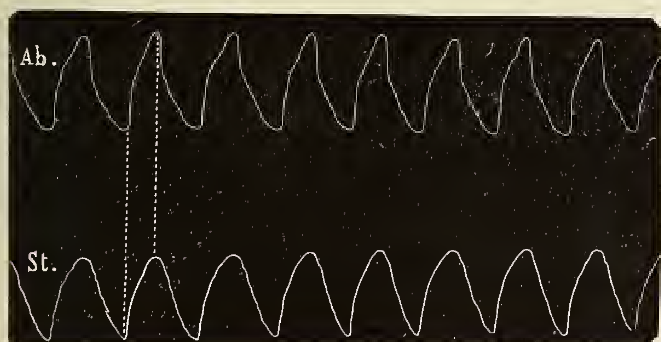


Fig. 34. — Poule, debout. Tracés simultanés du sternum *St* et d'un sac abdominal *Ab*. (Tube plongeant dans la cavité réceptaculaire).

coton imbibée de glycérine, destinée à obturer l'infundibulum broncho-réceptaculaire, puis un ballon de caoutchouc à parois très minces, que nous insufflons d'abord fortement pour le mettre en rapport le mieux possible avec la surface du réceptacle (ou même tout simplement un tube de verre autour duquel nous ligaturerons soigneusement la peau de l'abdomen). Relions enfin le sac de caoutchouc (ou le tube de verre) à un manomètre à eau ou à un tambour enregistreur après avoir placé l'animal debout. On observera qu'à la dilatation du thorax correspond l'ascension de l'eau dans le tube manométrique ou la dépression de la membrane du tambour (fig. 34).

Il y a donc eu diminution de pression dans le sac abdominal. Or, cette diminution de pression ne peut être imputée ni à l'action des sacs diaphragmatiques ou de l'interclaviculaire, puisqu'ils sont ouverts, ni à la dilatation propre du poumon, puisque la cavité réceptaculaire est isolée de ce dernier par un tampon obturateur : elle est nécessairement due à la dilatation du réceptacle abdominal.

44. — Passons maintenant à l'examen du sac interclaviculaire. Nous procéderons comme pour les sacs abdominaux.



Fig. 35. — Canard, couché. Tracés simultanés du sternum *St* et du sac interclaviculaire *S.Ic.*

Après avoir ouvert sur un Canard les sacs diaphragmatiques et abdominaux, nous introduisons dans la cavité du sac interclaviculaire un petit sac de caoutchouc fixé à l'extrémité d'un tube de verre; après l'avoir insufflé, nous le mettons en rapport avec un tambour enregistreur. Nous constaterons qu'il subit l'action des variations de volume de la cage thoracique (fig. 35). On arriverait au même résultat en introduisant dans la cavité du sac un tube de verre en relation avec un tambour. Mais nous n'insisterons pas davantage pour l'instant sur ce sac interclaviculaire dont le jeu, à cause de sa forme compliquée, n'est pas aussi net que celui de ses congénères. Nous y reviendrons dans le chapitre suivant ; retenons seulement ce fait, qui est indiscutable : la région intrathoracique de ce réceptacle se dilate en inspiration et est comprimée en expiration. Donc, si nous ne

tenons pas compte de sa portion extrathoracique, nous pouvons poser la conclusion suivante :

Le jeu des sacs extrêmes concorde avec celui des sacs moyens. *Bien que, en inspiration, certaines de leurs parties se dépriment tandis que d'autres se gonflent*, il n'en est pas moins certain qu'*en définitive il y a une aspiration représentée par la différence de ces deux actions contraires.*

45. — En terminant nous rappellerons, pour les expliquer, les expériences par lesquelles on avait cru établir, d'une façon irréfutable, la théorie de l'antagonisme.

Après avoir sectionné l'humérus sur un Canard, on approche une bougie de l'ouverture humérale : on constate que l'air pénètre dans l'os quand le thorax se dilate, et en sort quand le thorax se contracte: Paul Bert donne dans son livre (p. 234) un double tracé de la respiration par l'humérus et de la respiration par la trachée, et montre que la simultanéité des mouvements est parfaite. Il en conclut, comme tous ses prédécesseurs que « l'aspiration de l'air contenu dans les sacs extrathoraciques a lieu en même temps que l'inspiration trachéenne ». Cette conclusion est trop hâtive. Le graphique de Paul Bert, l'observation faite avec la bougie montrent simplement que *la pression diminue* dans le sac interclaviculaire au moment de l'expansion thoracique; *le résultat sera le même si le sac interclaviculaire se dilate en même temps que les sacs moyens.*

Quant à l'expérience déjà rapportée de la section de l'humérus et de la ligature de la trachée, très intéressante en ce qu'elle démontre la communication facile des réceptacles entre eux et avec les cavités aérifères des os, elle perd sa valeur au point de vue qui nous occupe. L'oiseau auquel on lie la trachée fait avec son thorax de tels efforts inspirateurs qu'il peut bien arriver, pendant un temps d'ailleurs fort limité, à changer son mécanisme respiratoire, et à aspirer l'air de ses sacs extrêmes, ainsi que l'air extérieur, si celui-ci peut pénétrer dans ces réceptacles extrathoraciques.

Il en est de même des expériences faites sur les sacs abdo-

minaux. On met un réceptacle abdominal en relation avec un manomètre formé d'un simple tube de verre plongeant dans l'eau. Quand le thorax se dilate, l'eau monte dans le tube. Cela prouve-t-il que l'air du sac abdominal ait été appelé dans le sac thoracique ? Pas du tout. Comme ci-dessus, nous ne pouvons tirer de cette expérience que la conclusion suivante : la pression diminue dans le sac abdominal. Mais diminue-t-elle sous l'influence de l'aspiration des sacs moyens et du poumon lui-même, ou bien par suite de la dilatation propre du sac abdominal ? C'est ce qu'on ne peut déterminer qu'en s'entourant des précautions que nous avons indiquées. L'effet restant le même après la destruction des sacs moyens, l'expérience, ainsi modifiée, devient vraiment démonstrative.

Nous allons maintenant nous occuper de la ventilation de l'appareil réceptaculaire : nous aurons, dans cette étude, l'occasion de revenir sur la question de l'antagonisme et de confirmer par de nouveaux résultats les conclusions auxquelles nous sommes arrivé dans ce chapitre.

CHAPITRE V

VENTILATION DE L'APPAREIL RESPIRATOIRE

§ 1. Système réceptaculaire.

46. — Mettons la trachée d'un oiseau en communication avec un gazomètre enregistreur et calculons la ventilation totale de l'appareil respiratoire en faisant varier les conditions de l'expérience.

1° L'animal est étudié, d'abord couché sur le dos, mais attaché par des liens peu serrés, puis immédiatement après debout et libre, ou réciproquement. Les nombres relevés dans le tableau suivant indiquent en centimètres cubes le volume d'air qui a traversé l'appareil respiratoire après 100 inspirations.

OBSERVATIONS	CANARD	CANARD	PIGEON	PIGEON
A. Animal couché.	3560 cc	2465 cc	443 cc	cc
B. Animal debout.	4773 cc	3000 cc	572 cc	474 cc
Rapport $\frac{A}{B}$. .	0,74	0,82	0,77	0,78

La lecture de ce tableau montre que la ventilation est différente suivant que l'oiseau est debout ou couché. Voilà qui vient confirmer, de la façon la plus nette, la supposition que nous avions faite plus haut relativement aux conditions dans lesquelles on observe l'animal. C'est seulement, avons-nous dit, quand l'oiseau est couché sur le dos que l'antagonisme est frappant et qu'il a surtout été étudié. Par suite de ce mécanisme, l'action des sacs extrêmes vient plus ou moins contrarier celle des sacs moyens et diminuer le volume d'air pur appelé de l'extérieur. Quel que soit le chiffre de la ventilation dans cette position, si nous replaçons l'oiseau dans les conditions normales

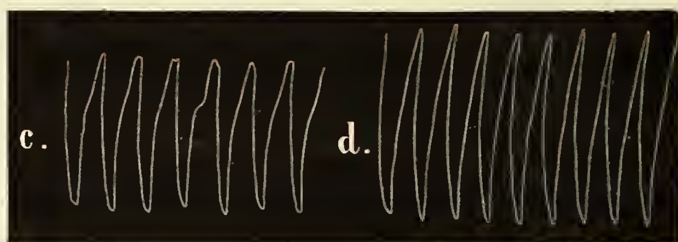


Fig. 36. — Pigeon. Tracé de la respiration par la trachée. *c*, animal couché ; *d*, debout.

de la respiration, le *synagonisme* qui se manifeste alors *doit avoir pour effet de relever ce chiffre*. C'est précisément ce que nous avons obtenu. Nous rendrons le fait plus palpable en mettant la trachée de l'animal en communication avec un tambour enregistreur (en interposant un flacon d'air de capacité convenable). Les variations de la ventilation s'accusent de la manière la plus claire (fig. 36). Cette méthode n'est pas très rigoureuse parce qu'elle ne permet d'observer l'animal qu'un temps relativement court. Cependant, si nous admettons que l'amplitude des oscillations de la membrane du tambour soit proportionnelle à la dilatation du thorax, nous voyons que le résultat obtenu (rapport $\frac{c}{d} = 0.80$) est voisin de ceux du tableau.

47. — 2° Que doit-il se passer si nous supprimons l'action

des sacs extrêmes, supposé que la ventilation des sacs moyens reste invariable ?

Hypothèse de l'antagonisme : *Une plus grande quantité d'air doit arriver par la trachée* dans les réceptacles intrathoraciques pour remplacer celui qui, en inspiration, provenait antérieurement des sacs extérieurs ; et, pour la même raison, l'expiration doit être plus forte, d'où une consommation plus forte d'air atmosphérique.

Hypothèse du synagonisme : Les réceptacles extrêmes étant inspirateurs, comme les sacs moyens, *leur suppression doit faire baisser le chiffre de la ventilation.*

Nous savons comment nous pouvons annuler l'influence des réceptacles extrêmes (**24**).

Voici les résultats obtenus :

OBSERVATIONS		CANARD	CANARD	PIGEON	PIGEON
Animal debout. Vol. de 100 inspirations.	Intact A. . .	4773 cc	3000 cc	500 cc	572 cc
	Privé des sacs abdominaux B.	3888 cc	2500 cc	412 cc	352 cc
Rapport $\frac{B}{A}$. . . .		0,82	0,83	0,82	0,61

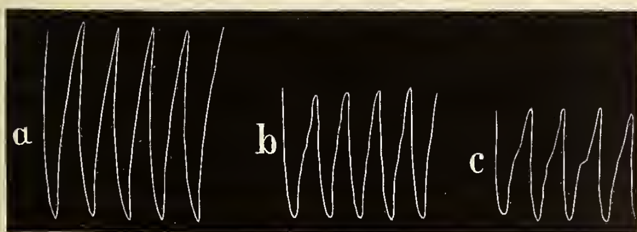


Fig. 37. Pigeon, debout. *a*, intact ; *b*, privé des sacs abdominaux ; *c*, privé du sac interclaviculaire. Tracés de la trachée.

Ils sont favorables à la deuxième hypothèse : la ventilation a baissé d'une façon sensible ; c'est ce que nous pouvons encore

constater en prenant un graphique comme précédemment (fig. 37).

Supprimons, après les sacs abdominaux, le sac interclaviculaire. La ventilation doit diminuer encore ; c'est, en effet, ce qu'on observe (fig. 37).

OBSERVATIONS		PIGEON	PIGEON
Animal debout. Volume de 100 inspirations.	Intact A	500^{cc}	572^{cc}
	Privé des sacs abdominaux B . . .	412^{cc}	352^{cc}
	Privé du sac interclaviculaire C. . .	395 cc	323 cc
Rapport $\frac{C}{A}$		0,79	0,56
Rapport $\frac{C}{B}$		0,96	0,92

Nous remarquerons que la suppression du sac interclaviculaire n'entraîne qu'une baisse très faible dans la ventilation.

Ce réceptacle semble donc, au premier abord, n'avoir pas l'importance des autres ; en examinant les choses de près nous verrons que notre expérience est insuffisante. Le sac interclaviculaire, dont la forme est extrêmement compliquée, présente :

1° Une portion médiane, en grande partie *intrathoracique ;* cette région seule, nous l'avons vu, subit les influences des variations de volume du thorax, *au repos ;* 2° de lobes latéraux, symétriques, s'étendant fort loin. Ces expansions paires sont soustraites à l'action des mouvements thoraciques ; elles ne doivent donc pas entrer en ligne de compte. Bien plus, quand la région intrathoracique se dilate, la région extrathoracique s'affaisse ; cette dernière se gonfle, au contraire, pendant l'expiration. Ainsi il s'établit dans l'intérieur du sac interclaviculaire

une sorte de va-et-vient de l'air enfermé dans ce sac. Il résulte de là :

1° Que ce réceptacle n'est qu'un organe de ventilation imparfait ;

2° Qu'un antagonisme apparent des sacs extrêmes et des sacs moyens pourra être constaté sur lui ;

3° Que l'air se renouvelant mal doit présenter une composition sensiblement différente de l'air des autres réceptacles, ce que nous constaterons, en effet, plus loin.

Tels sont les phénomènes qui se passent au repos. Pendant le vol, il n'en est plus de même. Les mouvements des ailes ne peuvent manquer de modifier alternativement le volume du réceptacle interclaviculaire. Ce réceptacle est limité par les muscles coracoïdiens (externe et interne) et par le petit pectoral. D'autre part, les prolongements brachiaux sont soumis à des compressions et à des dilatations successives sous l'action des pectoraux.

Campana a remarqué que l'injection de l'appareil respiratoire avec une masse liquide, pratiquée sur un oiseau dont les ailes sont appliquées contre les parois du corps, fait *déployer les ailes*. Si, au contraire, après avoir insufflé d'air un oiseau et avoir étendu les ailes, on fait une forte aspiration, l'aile se ferme. Donc, « pendant le vol, l'élévation de l'aile provoque l'expansion proportionnelle des prolongements brachiaux et leur réplétion ; son abaissement, au contraire, produit leur compression et l'évacuation plus ou moins complète de l'air qu'ils contiennent[1] ».

Nous avons répété ces expériences et vérifié la justesse de ces conclusions. En mettant la trachée d'un Pigeon qu'on vient de tuer en communication avec un tambour enregistreur, on constate qu'en déployant les ailes on provoque une légère inspiration et, en les fermant, une expiration (fig. 38). Ainsi, quand

[1] Campana, page 306.

l'aile s'élève, il y a raréfaction de l'air dans le réceptacle interclaviculaire ; quand elle s'abaisse, il y a compression.



Fig. 38. — Mouvements provoqués de l'aile. L'extension de l'aile produit une inspiration.

Or nous avons vu (**20**) que, pendant le vol, l'inspiration trachéale et, par suite, la dilatation thoracique correspond au relèvement de l'aile. Répétons les conclusions mêmes de Marey : « Le tracé des mouvements thoraciques traduisait chacun des coups d'aile en signalant à chacun d'eux le gonflement des muscles pectoraux. Un petit mouvement d'*expiration* se produit à chacun des *abaissements* de l'aile, et une inspiration se produit chaque fois que l'aile se relève. » Campana, parlant de ce *synchronisme respiratoire alaire*, écrit : « En voici le détail : avec l'abaissement de l'aile, coïncident le resserrement des réceptacles extrêmes, la dilatation des réceptacles moyens, l'inspiration trachéale[1]... » Nous ne pouvons accepter cette conclusion contraire à l'expérience, et nous dirons : à chaque abaissement de l'aile, c'est-à-dire au moment du resserrement du thorax, il y a compression du sac interclaviculaire. Ces deux actions expiratrices s'ajoutent au lieu de se contrarier. Ainsi, pendant le vol, grâce aux mouvements alaires, le sac interclaviculaire prend tout à coup une importance qu'il n'avait pas au repos ; et si l'on songe que les mouvements de la cage thoracique diminuent à ce moment d'amplitude, on conviendra que ce sac fonctionne alors comme un organe de ventilation important.

Remarquons encore que, même chez les Oiseaux qui volent mal, le sac interclaviculaire est loin d'être inutile. On voit souvent les oiseaux de basse-cour (Canard, Poule), ainsi que les oiseaux enfermés dans une cage, se dresser sur leurs jambes et

[1] Campana, page 306.

battre fortement des ailes ; c'est ce qu'ils font aussi à leur réveil. Sappey, qui signale également ec fait, pcnse que les Oiseaux exécutent ces mouvements pour renouveler l'air contenu à l'intérieur des plumes. Nous croyons plutôt que c'est pour renouveler l'air des prolongements brachiaux du réceptacle interclaviculaire.

49. — 3° Que doit-il se passer si nous supprimons l'action des sacs moyens ?

Hypothèse de l'antagonisme : les sacs moyens étant seuls inspirateurs, leur suppression doit, sinon *annuler* la ventilation totale, du moins la réduire au seul chiffre de la ventilation pulmonaire et par conséquent *la faire baisser considérablement.*

Hypothèse du synagonisme : les sacs moyens étant supprimés, les sacs extrêmes continuent à fonctionner comme inspirateurs ; la ventilation doit baisser, mais eonserver encore une valeur importante.

Les trois observations suivantes répondent à cette question :

<table>
<tr><th colspan="2">OBSERVATIONS</th><th>PIGEON</th><th>PIGEON</th><th>PIGEON</th></tr>
<tr><td rowspan="2">Animal debout. Vol. de 100 inspirations.</td><td>Intact. . . A</td><td>487 cc</td><td>422 cc</td><td>474 cc</td></tr>
<tr><td>Privé des sacs diaphrgm. B.</td><td>373 cc</td><td>310 cc</td><td>302 cc</td></tr>
<tr><td colspan="2">Rapport $\frac{B}{A}$ . . . .</td><td>0,77</td><td>0,73</td><td>0,63</td></tr>
</table>

Ainsi l'animal, forcé de respirer sans le secours des saes moyens, consomme en moyenne les 7/10 de ee qu'il consommait intact. Admettrons-nous que le poumon soit capable à lui seul d'absorbcr tout cet air ? Autant vaudrait dire que les sacs moyens sont inutiles dans la respiration. Mais le poumon, aidé des sacs interclaviculaires et abdominaux, pcut parfaitement déterminer une pareille ventilation.

50. — Il doit être possible de mesurer la ventilation pulmonaire, puisque la suppression de tous les sacs, moyens et extrêmes, n'entraîne pas, dans des circonstances favorables, la mort de l'animal.

Nous avons continué à opérer sur les Pigeons qui nous ont donné les résultats consignés aux deux colonnes de droite du tableau précédent.

OBSERVATIONS		PIGEON	PIGEON
Animal intact	A	422 cc	474 cc
Privé des sacs diaphrgm. . .	B	310	302
Privé des sacs abdom. . . .	C	255	269
Privé du sac interclaviculaire .	D	184	260
Rapport $\frac{D}{A}$		0,43	0,57

Ainsi, d'après ces deux observations, la ventilation du poumon représenterait en moyenne la moitié de la ventilation totale. Ce chiffre est certainement trop élevé : on remarquera dans le dernier tableau, comme d'ailleurs dans les précédents, d'assez grandes différences dans les nombres qui représentent l'action due aux différents sacs. Il ne peut guère en être autrement. Les opérations par lesquelles nous annulons la ventilation propre de tel ou tel réceptacle ne comportent pas, malgré toutes les précautions qu'on peut prendre, une grande précision. En effet, en raison des rapports anatomiques qui lient les sacs extrêmes et les sacs moyens, on comprendra qu'il est pour ainsi dire impossible de supprimer l'un d'entre eux sans influer sur la ventilation de ses voisins. Si le sac abdominal, par exemple, est trop fortement distendu, il comprime les sacs diaphragmatiques postérieurs, et réciproquement ; si au contraire il est imparfaitement rempli on ne peut considérer son action comme parfaitement annulée. Aussi, malgré l'in-

térêt qu'eût présenté la chose, avons-nous dû renoncer à établir une moyenne de ventilation pour chaque sac. Il faut remarquer que le sac thoracique, en particulier, ne peut à cause de sa forme compliquée être obstrué que très incomplètement. On ne peut pas se flatter non plus que les mouvements du thorax gardent la même amplitude ; elle augmente au fur et à mesure qu'on supprime l'action des différents réceptacles. C'est pour ces raisons que la ventilation pulmonaire conserve dans nos expériences une si forte valeur ; il faut certainement la réduire beaucoup. Nous pouvons cependant tirer de ces observations quelques renseignements généraux. Il est facile de voir que les sacs intrathoraciques sont de beaucoup les plus importants puisque, étant les moins développés, ils assurent néanmoins le tiers de la ventilation totale. Les sacs abdominaux, le sac interclaviculaire et le poumon viennent ensuite par ordre d'importance décroissante. Nous placerons en dernière ligne les sacs cervicaux qui ne paraissent jouer dans la ventilation du poumon qu'un rôle tout à fait négligeable.

§ 2. Circulation de l'air dans le poumon.

51. — Nous avons déjà vu que les auteurs qui ont étudié le mécanisme de la respiration chez les Oiseaux ne s'accordaient pas sur la question de savoir quel trajet l'air suivait dans les poumons. Les diverses hypothèses émises peuvent se ramener à trois principales :

1° L'air passe deux fois dans le parenchyme du poumon qui est traversé par l'air inspiré et par l'air expiré (Perrault, Paul Bert).

2° L'air pur pénètre dans le parenchyme pulmonaire seulement en inspiration ; en expiration le poumon est bien traversé par un courant gazeux, mais ce courant se produit uniquement dans les grosses bronches. Cette opinion est défendue par Sappey : « l'air que le poumon expulse pendant l'expiration

ne permet pas à celui qui vient des réservoirs moyens de pénétrer dans sa substance ; par conséquent il n'existe pas chez les Oiseaux un double mode de respiration ; dans tous les animaux de cette classe, ainsi que dans l'homme et les mammifères, l'hématose s'accomplit exclusivement dans l'inspiration[1]. »

3° L'air pur passe d'abord dans les sacs moyens, puis dans les sacs extrêmes et de là dans le poumon (Campana) : « l'air extérieur, qui s'introduit par la trachée dans l'appareil respiratoire, ne pénètre que peu ou point dans le parenchyme pulmonaire et se rend dans les réceptacles moyens... Cet air est injecté dans les poumons pendant l'expiration trachéale, la dépression de l'enceinte costale et la contraction du diaphragme[2]. »

Nous avons démontré que le poumon est dilaté en inspiration et non en expiration. Nous rejetons donc immédiatement la première et la troisième de ces hypothèses.

52. — Reste à examiner la seconde. Nous avons à faire deux suppositions.

a) Tout l'air qui pénètre dans le parenchyme pulmonaire y est appelé par *le seul jeu des sacs aériens :* c'est l'explication proposée par Sappey ; nous ne pouvons nous ranger à cette opinion après ce que nous avons vu de la dilatation propre du poumon. Nous savons que l'action aspiratrice des sacs étant totalement supprimée, soit que l'on ait simplement pratiqué de larges ouvertures dans la paroi de ces vésicules, soit qu'on les ait remplies de coton, le poumon continue à se dilater, l'hématose ne cesse pas de s'effectuer normalement. Mais, d'autre part, nous ne pouvons nier l'importance des réceptacles aérifères puisque leur suppression totale entraîne dans la ventilation une baisse considérable qui, le plus souvent, cause la mort de l'animal au bout de quarante-huit heures. Nous modifierons l'hypothèse de Sappey de la manière suivante :

[1] Sappey, page 42,
[2] Campana, page 226.

b) L'air n'est aspiré ou injecté dans le parenchyme pulmonaire, par le jeu des sacs aériens, à aucun moment. Etant donné le nombre et la largeur des bronches par lesquelles les différents sacs sont mis en rapport avec la trachée et la facilité avec laquelle l'air y circule, soit à l'aller, soit au retour, il est permis de supposer que cet air, sous l'influence des réceptacles, subit seulement un va et vient dans ces grosses bronches sans pénétrer dans la substance pulmonaire dont les derniers capillaires aérifères ont seulement un diamètre de $0^{mm}012$[1] (en raison de la grande résistance qu'il rencontrerait dans ces derniers conduits).

D'un autre côté, Sappey a reconnu que les bronches d'origine différente ne s'anastomosent entre elles que par un petit nombre de conduits; car on ne peut obtenir l'insufflation générale de tous les conduits aérifères par un seul d'entre eux. Chaque bronche forme dans le poumon, suivant l'expression de Sappey, « un petit département qui tend à devenir indépendant de tous les autres. Ces départements sont les analogues des lobules qui composent le poumon des Mammifères[2] ». On conviendra que cette disposition anatomique ne favorise pas le passage de l'air dans le poumon d'une face à l'autre ou de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure.

L'air qui circule dans les grosses bronches par le jeu des réceptacles sert à alimenter le parenchyme pulmonaire qui est dilaté par l'action des côtes. Le courant gazeux qui traverse le poumon est comparable à la veine liquide qui s'écoule d'un large robinet, et dans laquelle nous pouvons, à l'aide d'une pipette, puiser ou au contraire injecter une certaine quantité d'eau; de sorte que les sacs aériens serviraient à produire une ventilation énergique, à créer dans les grosses bronches et dans une très faible partie du parenchyme circonvoisin un courant d'air alternativement centrifuge et centripète, tandis que *le*

[1] Dans le Poulet. Campana.
[2] Sappey, page 9.

poumon aspirerait et rejetterait dans ce courant, par de nombreux orifices, les gaz qui le remplissent.

Chez les Mammifères, les bronches ne varient pas de diamètre parce qu'elles sont, pour la plupart, parallèles à la résultante des efforts inspirateurs, tandis que, chez les Oiseaux, elles se dilatent en inspiration et se resserrent en expiration, les efforts dilatateurs s'exerçant perpendiculairement à la direction de ces bronches et la paroi molle de ces dernières se laissant facilement distendre.

Par ce mécanisme, le poumon serait, dans les troncs aérifères les plus importants, rempli d'air pur en inspiration; une faible dilatation des petites bronches suffirait pour appeler au sein du parenchyme pulmonaire l'air nécessaire à l'hématose. Grâce à cette *division du travail*, la force nécessaire pour faire circuler le gaz dans les petites bronches devient insignifiante. Cette interprétation est bien en rapport avec ce qu'on sait des mouvements peu étendus du poumon. Si la fonction des sacs est annulée, le poumon est obligé de faire tout le travail, d'où les efforts violents que fait l'animal pour respirer, efforts que nous avons toujours observés longtemps après l'opération. Si l'ablation des sacs est faite en une seule fois, l'oiseau ne peut résister plus de deux jours, trois au maximum, à un changement si brusque et si radical de mécanisme respiratoire : la ventilation baisse dans de telles proportions que l'animal se refroidit rapidement et ne peut plus récupérer cette chaleur perdue; mais si l'opération est fractionnée, faite dans une période de huit ou dix jours, par exemple, l'animal s'accoutume peu à peu à respirer à l'aide de son seul poumon et on peut le garder vivant plus longtemps.

Ainsi, en résumé, les sacs aériens assurent la ventilation de la trachée, des grosses bronches et peut-être du parenchyme qui entoure immédiatement ces dernières ; l'air aspiré ou chassé par eux balaie énergiquement ces bronches et la trachée : la dilatation propre du poumon suffit pour ventiler le parenchyme.

§ 3. Usages secondaires des sacs aériens.

53. — Nous venons de voir que les sacs aériens jouent un rôle considérable dans les Oiseaux au point de vue du mécanisme respiratoire. Ils peuvent, en outre, remplir d'autres fonctions mécaniques variées ; mais, pour déterminer l'importance relative de ces usages secondaires des sacs aériens, il faudrait avoir vivants un grand nombre d'Oiseaux d'espèces différentes. Les quelques expériences que nous avons réalisées avec le Canard et le Pigeon ne nous ont pas fourni de résultats nouveaux. Nous renverrons donc pour cette question aux ouvrages de Sappey, Paul Bert, Campana et Roché, dans lesquels on trouvera des développements suffisants à ce sujet. Nous dirons seulement un mot de l'équilibration des Oiseaux et de leur chant.

Les sacs aériens étant, d'une façon générale, plus près de la région dorsale que de la région ventrale, leur présence aurait pour effet d'*abaisser le centre de gravité* du corps. On voit là une disposition propre à favoriser le vol des Oiseaux en leur assurant une grande stabilité dans leur course aérienne. Il nous semble que le faible déplacement du centre de gravité dû à l'existence des sacs ne peut modifier beaucoup l'équilibre de l'Oiseau. S'il s'agissait d'un être condamné à une immobilité absolue, un végétal par exemple, on s'expliquerait l'avantage qu'il aurait à être maintenu, par la place de son centre de gravité, dans sa situation normale (plantes nageantes). Mais chez les animaux, surtout chez ceux qui sont, comme les Oiseaux, doués au plus haut point sous le rapport de la rapidité et de la vivacité des mouvements, il importe peu que le centre de gravité soit de quelques millimètres plus haut ou plus bas. Dans l'oiseau qui vole et dans l'oiseau qui nage, comme dans l'homme qui marche, comme aussi dans la toupie qui tourne avec vitesse, le centre de gravité reste, grâce au mouvement, maintenu dans l'espace voulu pour que l'équilibre subsiste. C'est ce qu'on voit réalisé mieux encore chez les Poissons dont le corps, après la

mort, ne conserve pas, en général, l'orientation qu'il avait pendant la vie. Ajoutons que l'extension des sacs aériens est tellement variable chez les Oiseaux que cette hypothèse de l'influence des sacs sur l'équilibre de l'oiseau ne serait susceptible que d'applications extrêmement restreintes.

54. — Les Oiseaux sont remarquables entre tous les animaux par la durée des sons qu'ils émettent sans reprendre haleine. Depuis longtemps on a songé à faire intervenir, et avec raison, les vésicules aériennes dans la production de ce phénomène. Mais les choses s'expliquent difficilement dans la théorie de l'antagonisme. Pendant le chant, l'air est comprimé et maintenu sous tension dans le thorax : « Les réservoirs diaphragmatiques et les poumons, étant les seules cavités qui envoient de l'air au larynx à l'instant où le thorax s'affaisse et où les sons se forment, sont aussi les seules qui participent à la phonation [1]. »

Mais il n'y a aucun muscle, aucun sphincter, aucune valvule qui s'oppose à ce que cet air, au lieu de passer dans la trachée, aille distendre les vésicules extrathoraciques ; on se voit donc forcé d'admettre qu'à ce moment les muscles abdominaux, ainsi que ceux qui enveloppent le sac interclaviculaire, se contractent fortement ; de sorte que, pour quelques instants, l'antagonisme ferait place au synagonisme.

Mais nous avons vu que le synagonisme est le mécanisme respiratoire normal. Le chant ne se produit donc pas chez les Oiseaux grâce à l'intervention de muscles qui ne fonctionneraient pas habituellement Tous les sacs aériens peuvent, en se resserrant, alimenter d'air la trachée. Or, le volume total de l'air réceptaculaire est considérable ; le chant pourra donc être soutenu sans aucune interruption bien plus longtemps que chez les Mammifères.

[1] Sappey, page 57.

DEUXIÈME PARTIE

PHÉNOMÈNES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DE LA RESPIRATION

---

55. — Les auteurs qui ont entrepris des recherches sur les phénomènes chimiques de la respiration chez les Oiseaux, particulièrement Regnault et Reiset, se sont bornés à calculer le poids de CO^2 fixé en un certain nombre d'heures, le poids de O absorbé dans le même temps, et, par suite, à établir le rapport $\frac{CO^2}{O}$ pour quelques espèces (Canard, Poule, petits passereaux).

Nous n'avons sur la compositioa de l'air expiré que des données tout à fait insuffisantes, et nous ne savons rien sur celle des gaz des sacs aériens. Le rôle de la paroi même des réceptacles dans les échanges gazeux est totalement inconnu. Aucune expérience n'a été tentée en vue d'élucider ce point intéressant. Certains auteurs pensent que ces organes peuvent servir à l'hématose, à la transpiration ; les autres leur refusent ces propriétés, mais il est impossible de citer un seul fait vraiment probant à l'appui de l'une ou l'autre de ces opinions.

Nous avons donc pu aborder sans idée préconçue l'étude de ces phénomènes. Déclarons tout de suite que nos résultats, malgré toute la rigueur que nous nous sommes efforcé d'apporter dans nos expériences, ne doivent pas être considérés comme définitifs. Nous sommes, croyons-nous, des premiers à nous engager dans cette voie ; on nous pardonnera donc de n'être pas arrivé du premier coup à échapper à la critique. Cette partie si importante de la physiologie respiratoire des Oiseaux mérite d'être l'objet d'un travail spécial. S'il ne nous est pas donné de le faire nous-même, du moins ces préliminaires seront-ils, nous nous permettons de l'espérer, de quelque utilité à ceux qui l'entreprendront.

CHAPITRE VI

ROLE DE LA PAROI RÉCEPTACULAIRE DANS L'HÉMATOSE. COMPOSITION DE L'AIR DES SACS, DE L'AIR EXPIRÉ.

§ 1. Y a-t-il des échanges gazeux à travers la paroi des réceptacles ?

56. — La première question qui se pose est celle-ci : *la membrane des sacs aériens est-elle facilement perméable aux liquides et aux gaz ?*

Il est possible d'obtenir une portion de membrane réceptaculaire assez étendue en la découpant dans la paroi flottante des sacs diaphragmatiques ou des sacs abdominaux, sur un Canard ou même sur un Pigeon. On construit un petit osmomètre en appliquant cette membrane sur un tube à entonnoir du modèle de ceux qu'on emploie en chimie. On constate alors que le sel marin, le sucre, les substances colorantes (vert d'iode, violet d'aniline) diffusent avec des vitesses variables, mais toujours assez grandes. Au bout de quelques, minutes (2 à 10), l'osmose peut être mise en évidence. Cette perméabilité d'une membrane animale *très mince* n'a rien qui puisse nous surprendre.

Pour étudier la diffusion des gaz nous employons un tube de verre d'une dizaine de centimètres de longueur et d'1 centi-

mètre à 1 centimètre et demi de diamètre, ouvert à ses deu[x] extrémités. On adapte à l'une d'elles la membrane réceptacu[-] laire. On forme ainsi une éprouvette qui pourra être rempli[e] de gaz et fermée avec un bouchon.

L'osmomètre est d'abord rempli d'*air atmosphérique* et plong[é] dans l'*acide carbonique* pur. Moins d'une minute après, nou[s] pouvons déceler la présence de CO^2 dans l'appareil (le ga[z] trouble l'eau de baryte).

Si nous enfonçons l'osmomètre rempli d'air dans de l'ea[u] saturée d'acide carbonique (eau de Seltz), l'air de l'apparei[l] renferme assez de CO^2 au bout d'une ou de deux minutes pou[r] troubler l'eau de baryte.

Ainsi les échanges à travers la fine membrane des sacs s[e] font facilement : de liquide à liquide, de gaz à liquide, de gaz [à] gaz. Mais nous ne pouvons pas considérer comme suffisant[s] des résultats semblables qui étaient prévus. Nous avons opér[é] avec une membrane morte : il faut maintenant expérimente[r] sur l'animal vivant.

57. — *L'épithélium des sacs a-t-il un pouvoir absorbant*[?]

a) *Liquides.* — Nous avons badigeonné l'intérieur du sac abdo[-] minal, largement ouvert sur un Pigeon, avec un pinceau légère[-] ment imbibé d'une solution concentrée de cyanure de potas[-] sium. L'*animal est mort en moins d'une minute.* La membran[e] réceptaculaire absorbe donc facilement les liquides. Quelle[s] sont les voies de l'absorption ? La paroi des sacs renferme de[s] artères, d'origine aortique, et des veines ; elle contient aussi de[s] lymphatiques[1]. Ces vaisseaux suffisent grandement à l'absorp[-] tion de la minime quantité de substance toxique capabl[e] de tuer le Pigeon.

b) *Gaz.* — Il est plus difficile d'opérer sur les gaz. Voyon[s] d'abord, en quelques mots, l'état de la question.

Cuvier admettait chez les Oiseaux deux sortes de respira[-] tion : l'une pulmonaire, l'autre générale s'accomplissant pa[r]

[1] Carl Vogt, *Traité d'Anatomie comparée pratique*, p. 839.

l'intermédiaire des sacs. Sappey combat vivement cette opinion, se basant sur la faible vascularisation des membranes réceptaculaires ; en effet, la quantité d'oxygène qui pourrait être fixée par les vaisseaux qui les parcourent serait si faible qu'on ne peut songer à la faire entrer en ligne de compte. Il est facile cependant de lever cette objection.

S'il y a hématose par le fait des sacs aériens, répondrons-nous, ce n'est pas dans la membrane même qu'il faut en placer le siège, mais au delà. La membrane laissera passer l'oxygène, mais c'est plus loin, dans les tissus environnants (intestins, foie, muscles), qu'il sera absorbé. On nous opposera que la membrane limitante de ces organes possède une épaisseur bien supérieure à celle de la muqueuse pulmonaire. Il est vrai, aussi ces échanges seront-ils bien moins actifs. Ne savons-nous pas cependant que la peau d'un certain nombre d'animaux aquatiques est la seule voie par laquelle puisse pénétrer l'oxygène? Paul Bert, ayant fait passer un courant d'air continu dans le tube digestif de petits chats âgés de trois jours, a vu la mort survenir vingt et une minutes seulement après la ligature de la trachée, tandis que d'autres chats de la même portée, auxquels on avait simplement lié la trachée, n'ont survécu que treize minutes à cette opération. Il y a donc eu une respiration intestinale assez importante. Pourquoi des phénomènes du même genre ne se passeraient-ils pas autour des sacs aériens?

58. — Mais si l'on se borne à raisonner de cette façon, on ne fera pas avancer d'un pas la question. Il faut faire intervenir l'expérimentation. Après avoir largement ouvert, dans un Canard renversé sur le dos, les quatre sacs diaphragmatiques, nous pratiquons une très petite ouverture dans la paroi d'un des sacs postérieurs en suivant le pubis. Nous introduisons par la fente, dans la cavité du sac, un petit tampon de coton imbibé de glycérine, que nous poussons avec une fine baguette jusque dans l'infundibulum pour l'obturer et isoler ainsi complètement du poumon le réceptacle abdominal. Nous ne voyons pas

le moyen de disposer l'expérience autrement. Nous avons cherché à établir une ligature à l'orifice du sac, mais nous n'avons pu y parvenir et nous ne croyons guère la chose possible. On ne peut, d'autre part, songer à expérimenter sur les autres sacs, leur conformation anatomique ne le permettant pas.

Nous faisons ensuite, par la même ouverture, pénétrer dans le réceptacle l'extrémité d'une sonde en verre destinée à y faire circuler un courant d'air continu (fig. 39). L'air est fourni

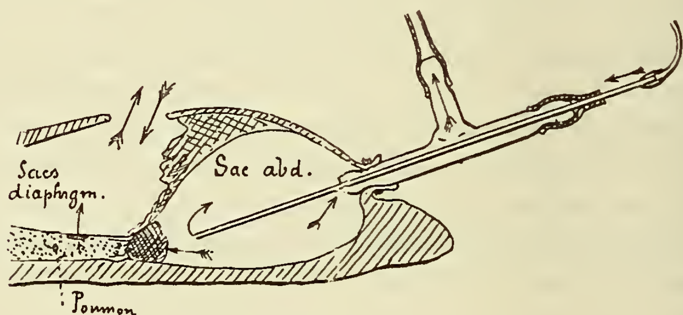


Fig. 39.

par une trompe soufflante et injecté sous une pression suffisante pour distendre légèrement l'abdomen. Il sort même en partie à travers le tampon de coton, et s'oppose ainsi à l'arrivée des gaz du poumon, éventualité d'ailleurs peu à craindre. Après avoir balayé l'intérieur du sac, par un courant rapide d'air pur, nous ralentissons la vitesse du courant gazeux et nous mettons le tube à dégagement en communication avec un gazomètre que nous remplissons.

Nous avons constaté une *absorption d'oxygène* insignifiante. Il faut remarquer que nous sommes obligé de faire passer un volume d'air assez considérable dans le sac; sans cela, à cause des pertes inévitables qui se produisent (l'air fuit non seulement à travers le bouchon de coton, mais entre le tube et la membrane réceptaculaire, cette dernière ne pouvant être liée sur la canule) le sac s'affaisserait. Par conséquent il

ne faut pas songer à mesurer l'intensité absolue de cette respiration réceptaculaire. Nous pouvons être sûrs cependant que les échanges gazeux sont bien peu actifs.

59. — En effet, répétons l'expérience avec l'oxyde de carbone employé au lieu d'air pur. Cette fois, il faut absolument empêcher la déperdition du gaz à travers le tampon de coton ; autrement, si des phénomènes asphyxiques survenaient, on serait en droit de les attribuer à l'absorption de CO non par la paroi des sacs, mais par la muqueuse pulmonaire. Pour cela, après avoir ouvert les sacs diaphragmatiques, on pratique par la trachée une insufflation d'air continue ; l'apnée se produit immédiatement ; c'est maintenant l'air injecté dans le poumon qui aura tendance à pénétrer dans le sac et non l'air du sac qui cherchera à pénétrer dans le poumon. Nous avons fait circuler CO pendant un quart d'heure ; nous n'avons observé aucun trouble.

Dans une autre expérience nous avons introduit CO non plus dans la cavité du sac, mais dans la cavité abdominale elle-même. Nous avons fait passer, en un quart d'heure, un litre et demi de CO ; le Pigeon n'a manifesté aucun signe d'empoisonnement.

En résumé, la paroi des sacs aériens, et aussi celle de l'intestin, n'a pour les gaz qu'un pouvoir absorbant extrêmement faible.

60. — *L'épithélium des sacs a-t-il un pouvoir sécréteur ?*

a) Y *a-t-il élimination de CO^2 ?* En opérant comme tout à l'heure, nous constatons qu'il y a de l'acide carbonique produit, *mais en quantité négligeable.* Nous ne pouvons songer à doser CO^2 en poids puisqu'il s'en échappe une certaine portion par l'orifice réceptaculaire. Il a fallu faire passer 20 litres d'air dans le sac abdominal d'un Pigeon, pour obtenir un léger trouble dans l'eau de baryte. Même résultat en injectant un courant d'air dans la cavité abdominale pendant un quart d'heure.

Le Canard s'est comporté de même.

Il est donc évident que *les sacs aériens ne servent nullement aux échanges gazeux (CO^2, O)*, du moins dans le sens où on a voulu parfois l'entendre. Il est certain que de l'oxygène est absorbé et que de l'acide carbonique est exhalé, mais *en proportions minimes*. Cette respiration réceptaculaire ne paraît donc pas être plus intense que celle qui peut s'effectuer par la surface cutanée.

b) *Y a-t-il élimination d'eau?* L'examen de cette importante question fera l'objet du chapitre suivant (p. 107).

§ 2. — Composition de l'air réceptaculaire.

61. — Après avoir établi l'antagonisme des sacs moyens et des sacs extrêmes, Sappey écrit : « De là il suit que l'air qui pénètre dans les uns et dans les autres ne présente pas le même degré d'altération ; celui qui occupe les sacs aspirateurs, provenant à la fois du poumon et de la trachée-artère, se compose d'une petite quantité d'air respiré, et d'une quantité plus grande d'air pur ; le fluide atmosphérique qui pénètre dans les réservoirs antérieurs et postérieurs, sortant de la cavité pulmonaire au moment où elle revient sur elle-même, est un air respiré ; et comme cet air ne se renouvelle pas à chaque mouvement respiratoire, mais graduellement, quelques-unes des parties qui le composent sont soumises plusieurs fois à l'influence du poumon, et par conséquent, il doit offrir un degré d'altération plus avancé que l'air respiré ordinaire[1]. »

Ce raisonnement étant entièrement basé, non sur des expériences, mais sur la théorie de l'antagonisme que nous avons réfutée, nous ne pouvons en tenir compte. On trouve cependant, dans le livre de Sappey, une analyse de l'air du sac interclaviculaire. Le gaz, recueilli au moyen d'une seringue, avait été divisé en deux parties égales pour lesquelles Sappey a trouvé les résultats suivants:

[1] Sappey, page 43.

CANARD	1re portion.	2me portion.
Oxygène	17	16
Azote	79	79
Acide carbonique . . .	4	5
	100	100

Voici maintenant l'opinion de Campana : « L'air extérieur, qui s'introduit par la trachée dans l'appareil respiratoire, ne pénètre que peu ou point dans le parenchyme pulmonaire et se rend dans les réceptacles moyens... L'air respirable est donc en première ligne celui des réceptacles moyens ; en seconde ligne, mais néanmoins à une faible distance, celui des réceptacles expirateurs. »

Ce sont encore là des suppositions purement gratuites.

Nous avons dû procéder à des analyses de l'air des différents sacs. Voici comment nous avons opéré. On enfonce la large canule tranchante d'une seringue dans la peau et à travers la couche musculaire sous-jacente de façon à pénétrer dans la cavité du sac. On s'assure qu'on est arrivé au point voulu en soufflant pendant quelques secondes dans la canule ou au contraire en aspirant longuement le gaz intraréceptaculaire : on ne doit rencontrer aucune résistance. Cette certitude obtenue, on fait une ligature sur la peau autour de la canule à laquelle on visse le tube de la seringue (dont l'étanchéité doit être soigneusement vérifiée). L'animal est laissé en repos un certain temps pour que la composition normale de l'air des sacs, un moment troublée par l'opération, puisse se rétablir. On retire ensuite avec beaucoup de lenteur le piston de la seringue de façon à obtenir une quarantaine de centimètres cubes dans l'espace de cinq à six minutes. Le gaz est ensuite transvasé dans des éprouvettes reposant sur la cuve à mercure. CO^2 est absorbé par la potasse et O par le pyrogallate de potasse.

62. Sacs diaphragmatiques. — On enfonce la canule immédiatement en arrière de la dernière côte, en dirigeant le bec vers la paroi thoracique. Le tableau suivant donne la composition du gaz en centièmes.

	OBSERVATIONS	CO^2	O	Az
1	Canard α debout. . . .	4.19	14.17	81.64
2	Canard γ couché. . . .	1.96	17.08	80.96
3	Id. Id.	4.13	14.79	81.08
4	Canard δ Id.	3.70	16.42	79.88
5	Id. Id.	3.12	17.00	79.88
6	Pigeon α Id.	5.35	14.21	80.44
7	Id. Id.	4.71	16.16	79.13
	Moyennes déduites des observations 1, 3, 4, 5, 6, 7. . Canard.	3.78	15.59	80.63
	Moyennes déduites des observations 1, 3, 4, 5, 6, 7. . Pigeon .	5.03	15.18	79.79

63. Sacs abdominaux. — On introduit la canule au voisinage de l'os pubis : on n'arrive pas sans tâtonnements à pénétrer dans la cavité du sac. Nos analyses ont porté seulement sur le Canard ; voici les résultats obtenus, on pourra les comparer à ceux du tableau précédent.

	OBSERVATIONS	CO^2	O	Az
1	Canard α debout. . . .	2.10	17.64	80.26
2	Id. Id.	2.10	17.00	80.90
3	Canard β Id.	2.29	17.81	79.90
4	Id. Id.	3.31	16.91	79.78
5	Canard γ couché. . . .	3.75	16.36	79.89
	Moyennes . . .	2.71	17.14	80.15

64. **Sac interclaviculaire.** — La canule est enfoncée dans la masse musculaire qui relie les clavicules aux coracoïdes.

	OBSERVATIONS	CO^2	O	Az
1	Pigeon α couché. . . .	7.63	13.25	79.12
2	Pigeon β Id.	7.21	12.34	81.45
3	Id. Id.	4.32	»	»
	Moyennes. . . .	6.38	12.78	80.84

65. — Le premier fait qui nous frappe à l'examen de ces résultats, c'est que l'altération de l'air dans les réceptacles n'est pas telle qu'on aurait pu le supposer tout d'abord. Il est évident que, si *tout* l'acide carbonique produit par les poumons passait dans les sacs en inspiration, ceux-ci seraient comparables aux vésicules pulmonaires des Mammifères et renfermeraient un air chargé au moins de 0,08 ou 0,10 de CO^2. Tandis que nos résultats s'expliquent fort bien si l'on admet que l'inspiration fait seulement pénétrer dans les sacs l'air résidual de la trachée, de la bronche primaire et des bronches qui se rendent aux infundibula, ainsi également que de la région pulmonaire tout à fait circonvoisine de ces bronches.

Nous remarquerons en second lieu, si nous consultons les moyennes, et si nous supposons que ces moyennes représentent l'état habituel des choses, que l'air des sacs antérieurs, moyens et postérieurs offre des degrés d'altération différents. Le sac interclaviculaire, eu égard aux chiffres fournis à Sappey par le Canard et à nous-même par le Pigeon, paraît être le plus riche en CO^2. Cela ne nous surprend pas ; n'oublions pas que la ventilation se fait mal dans ce sac sur l'animal au repos (47). Par conséquent la respiration réceptaculaire, si faible soit-elle, doit se manifester dans ce sac mieux que dans tout autre, surtout étant donné la grande surface sur laquelle elle peut s'opérer ;

aucun autre sac ne peut en effet être comparé à ce point de vue au sac interclaviculaire dont les diverticules extrathoraciques s'étendent fort loin. Nous croyons que pendant le vol au contraire ce sac doit renfermer l'air le moins vicié.

Les sacs diaphragmatiques les mieux ventilés de tous les réceptacles sont moins chargés que le précédent de CO^2. Rien de plus facile à comprendre. Mais pourquoi les sacs abdominaux l'emportent-ils sous le rapport de la pureté de l'air sur les diaphragmatiques ? Peut-être est-ce parce qu'en inspiration les sacs diaphragmatiques, provoquant un appel d'air plus énergique que les sacs abdominaux, entraînent plus que ceux-ci dans leur intérieur l'acide carbonique de la trachée et des bronches. Mais la différence n'est pas telle qu'elle ait, selon nous, besoin d'une explication. C'est qu'en effet cette différence est de même ordre que celles qu'on trouve en comparant les résultats des analyses de l'air d'un même sac sur le même animal. Nous ferons à ce sujet une dernière remarque.

Ces variations que nous avons pu constater n'ont rien qui doive nous étonner. Le nombre des mouvements respiratoires chez les Oiseaux est très variable d'un moment à l'autre ; les mouvements violents qu'ils font quand ils sont attachés ont certainement pour effet de faire passer une certaine quantité d'air d'un sac dans l'autre, surtout s'ils sont couchés sur le dos ; ce sont là des facteurs qui ne manquent pas de troubler différemment, en deux expériences consécutives et quelquefois très rapprochées, la composition normale de l'air des sacs.

§ 3. Air rejeté par la trachée.

66. — En 1829, Allen et Pépys ont déterminé la composition de l'air expiré par un Pigeon. L'animal était placé dans un petit récipient formé d'une cloche reposant sur le mercure et communiquant par des tubes munis de robinets avec deux gazomètres, l'un vide, l'autre plein d'air. Toutes les cinq minutes on

renouvelait lentement l'air du récipient. Voici le résultat de leur analyse :

$$\begin{aligned} Az &= 79 \\ Ox &= 15 \\ Co^2 &= 6 \\ \hline & 100 \end{aligned}$$

Il est inutile d'insister sur le peu de confiance qu'on doit avoir dans une expérience faite avec un appareil de ce genre.

Regnault et Reiset enfermaient un animal dans un récipient où il pouvait vivre plusieurs heures et même plusieurs jours, l'acide carbonique étant absorbé au fur et à mesure qu'il se produisait et l'oxygène étant sans cesse renouvelé. Ils ont ainsi déterminé le rapport $\frac{CO^2}{O}$, mais n'ont pas donné de résultats relatifs à la composition de l'air expiré.

Nous avons opéré en sectionnant la trachée et en la mettant en rapport, par un tube muni d'une double soupape, avec un gazomètre à huile de pétrole. A chaque inspiration, de l'air pur pénètre dans l'appareil respiratoire ; à chaque expiration, la contraction du thorax envoie dans le gazomètre quelques centimètres cubes d'air vicié. L'expérience ne pouvait être prolongée au delà d'une dizaine de minutes. Les résultats suivants expriment donc la composition de l'air expiré *à un moment donné* et non pour une période de plusieurs heures.

	OBSERVATIONS	CO^2	O	$\frac{CO^2}{O}$
1	Pigeon *a* debout. . . .	5.46	13.65	0.74
2	Id. Id.	3.65	14.41	0.55
3	Pigeon *b* Id.	2.27	16.45	0.49
4	Pigeon *c* couché. . . .	4.04	13.50	0.53
5	Id. Id.	3.60	14.20	0.52
6	Pigeon *d* debout. . . .	3.90	13.11	0.49
7	Pigeon *e* Id.	3.40	15.23	0.58
8	Pigeon *f* couché. . . .	3.72	15.23	0.64
9	Pigeon *g* Id.	4.00	14.04	0.60
10	Id. Id. . . .	3.36	15.14	0.57
11	Pigeon *h* Id.	3.85	14.30	0.57
12	Id. Id.	4.76	14.28	0.71
13	Pigeon *i* Id.	3.67	14.50	0.56
	MOYENNES . . .	3.89	14.50	0.60
14	Canard *a* debout. . . .	3.36	15.02	0.56
15	Canard *b* Id.	2.09	17.99	0.69
16	Canard *e* Id.	3.50	14 50	0.46
	MOYENNES . . .	2.98	15.84	0.57

Examinons d'abord les chiffres relatifs à CO^2 produit. Le *tant pour cent* moyen est un peu plus faible que chez les Mammifères ; et cependant on sait que la respiration est moins active chez ces derniers que chez les Oiseaux ; c'est que, l'appareil respiratoire n'étant pas conformé de même, cette comparaison ne peut rien nous apprendre.

Calculons le volume d'air qui passe en un jour dans l'appareil respiratoire d'un Pigeon d'un poids moyen de 400 grammes, dont l'inspiration est d'environ 5 centimètres cubes, et qui fait 32 inspirations par minutes.

$$V = 5^{cc} \times 32^{i} \times 60^{m} \times 24^{h} = 230 \text{ litres } 400.$$

Voyons maintenant quel serait, proportionnellement, le volume d'air inspiré par un oiseau du poids de 65 kilogrammes (poids moyen de l'homme).

$$V' = \frac{230^l400 \times 65000}{400} = 37440 \text{ litres.}$$

Or, l'homme n'introduit dans ses poumons que 10.000 litres. La ventilation est donc environ 3.74 fois plus forte pour l'Oiseau, ce qui assure un renouvellement de l'air plus complet dans son appareil respiratoire.

Calculons le volume de CO^2 rejeté. Nous avons trouvé, en moyenne, $CO^2 = 3.89$.

$$v = \frac{3.89 \times 37440}{100} = 1456 \text{ litres.}$$

Or, l'homme en rejette seulement 400 litres.

Le rapport $\frac{1456}{400} = 3.64$.

Nous voyons, d'après ce résultat, que les Oiseaux rejettent en réalité plus d'acide carbonique que les Mammifères, bien que l'air expiré par ces derniers renferme, pour cent volumes, plus de ce gaz que l'air expiré par les Oiseaux.

Ce chiffre est trop fort, car la production de CO^2 et surtout la ventilation ne sont pas absolument proportionnelles au poids. Regnault et Reiset ont trouvé que, à poids égal, les Oiseaux produisent une quantité de CO^2 un peu plus que double de celle qu'éliminent les Mammifères.

Quant aux différences assez fortes dans la production de CO^2 qu'on observe d'une analyse à l'autre, elles s'expliquent par les mêmes motifs que nous avons invoqués à propos des variations de composition dans l'air des sacs aériens ; elles sont même sous la dépendance de ces dernières.

Nous voyons varier de la même manière les volumes d'oxygène fixé ; mais là n'est pas le point le plus important. Nous remarquerons que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est bien plus faible que chez

les Mammifères. On savait déjà que ce rapport, chez les Oiseaux comme d'ailleurs chez tous les Vertébrés aériens, varie dans des proportions assez fortes suivant l'âge, l'état de digestion ou d'abstinence, de veille ou de sommeil ; suivant l'espèce, la taille, etc. On doit à Regnault et Reiset d'intéressantes expériences à ce sujet.

Ils ont trouvé en moyenne :

$$\text{Moineau } \frac{CO^2}{O} = 0{,}74$$

$$\text{Canard } \frac{CO^2}{O} = 0{,}89$$

$$\text{Poule } \frac{CO^2}{O} = 0{,}98$$

Nos chiffres s'éloignent beaucoup de ceux-là. Au début, notre première idée fut, il est à peine besoin de le dire, qu'une cause d'erreur s'était glissée dans nos expériences. Nous les avons recommencées et multipliées en y apportant toute la rigueur possible. Nous nous sommes constamment trouvé en présence des mêmes résultats. Nous pouvons d'ailleurs les appuyer par des données empruntées à d'autres observateurs.

1° On trouvera dans Colin[1], page 329, un tableau donnant les quantités de CO^2 émises et de O absorbées pour un certain nombre de Mammifères. Un seul exemple tiré des Oiseaux est cité ; il a rapport à la Poule. Le voici :

Poule de 1kg	Oxyg. absorbé en 1 heure. . .	0l97
	Ac. carb. rejeté — . . .	0,52

d'où $\frac{CO^2}{O} = 0{,}53$.

Ce rapport est au-dessous du rapport moyen que nous avons obtenu.

2° Dans le travail de M. Couvreur, sur le pneumogastri-

[1] Colin, *Traité de Physiologie comparée des animaux.*

que des Oiseaux, nous trouvons les renseignements suivants.

Pigeon normal : CO^2 exhalé pour 1000 centimètres cubes d'air = 0 gr. 032.

Le litre de CO^2 pesant 1 gr. 977, cela nous représente un volume

$$v = \frac{1.032}{1.977} = 0^{l}016$$

C'est donc 16 centimètres cubes de CO^2 par litre que renferme l'air expiré (c'est-à-dire dans la proportion $\frac{1.6}{100}$). Ce nombre, qui représente la moyenne de 5 ou 6 observations, est bien plus petit que ceux que nous avons observés au tableau de la page 102.

Nous trouvons ensuite dans le même travail de M. Couvreur, page 31 :

Pigeon normal : Oxygène absorbé pour 100 d'air = 5.

Il ne s'agit plus, il est vrai, du même animal ; mais il importe assez peu. Nous ne cherchons pas ici un rapport absolument exact, mais seulement une indication générale.

D'après les données précédentes, on aurait :

$$\frac{CO^2}{O} = \frac{1.6}{5} = 0.32$$

C'est, comme on le voit, un nombre de beaucoup inférieur à celui de notre moyenne.

Peut-on expliquer cette disparition d'oxygène ? Il est fort possible qu'une partie soit employée à brûler de l'hydrogène, en plus forte proportion que chez les Mammifères ; la chaleur de formation de l'eau étant de beaucoup supérieure à celle de CO^2, nous nous expliquerions ainsi que la chaleur animale des Oiseaux fût supérieure à celle des Mammifères, sans mettre uniquement sur le compte d'une combustion de carbone cet excès de chaleur. Mais cela ne nous rend pas compte des différences constatées entre les résultats de Regnault et Reiset,

[1] Couvreur, page 29 et suiv.

qu'on ne peut mettre en doute, et ceux que nous venons de signaler, il y a un instant. Probablement notre méthode, qui ne nous permet d'examiner l'Oiseau qu'un temps très court et qui force l'animal à respirer *avec quelque peine* l'air du gazomètre, est défectueuse.

Quoi qu'il en soit, cette question est à reprendre : il y a à faire, sur cette partie de la Physiologie des Oiseaux, un travail intéressant.

CHAPITRE VII

LA TRANSPIRATION CHEZ LES OISEAUX

67. — L'air qui remplit les sacs aériens des Oiseaux est fortement chargé d'humidité. D'où vient cette vapeur d'eau ?

Sappey lui attribue une origine pulmonaire : « lorsque l'air arrive dans les réservoirs, il est chargé du produit de la transpiration pulmonaire qui se dépose en partie sur leurs parois et les maintient dans un état d'humidité et de lubrifaction permanente[1]. » Paul Bert fait remarquer que, grâce à l'existence des sacs aériens, la température et l'état hygrométrique de l'air venu du dehors se trouvent modifiés : « à l'air extérieur, relativement froid et sec, se mélange un air venu de l'intérieur, chaud et saturé d'humidité[2]. » Mais il ne dit pas quel organe fournit cette humidité. Campana admet, contrairement à Sappey, une transpiration réceptaculaire : « le renouvellement plus énergique de l'air, sa moindre tension dans l'appareil respiratoire, une plus grande évaporation aqueuse, non seulement par les poumons, mais encore et surtout par les parois des réceptacles, produisent le degré de réfrigération voulu[3]. »

[1] Sappey, page 47.
[2] Paul Bert, page 330.
[3] Campana, page 349.

C'est aussi l'opinion de M. de Vescovi[1]. Mais ici encore, comme pour tant d'autres points de la physiologie respiratoire des Oiseaux, nous ne pouvons appuyer ces *hypothèses d'aucun résultat expérimental.*

Examinons d'abord les conclusions auxquelles nous pouvons arriver par le seul examen des dispositions anatomiques ou de nos connaissances physiologiques. Partons des faits suivants :

1° Tous les Oiseaux ont des plumes ;

2° Tous les Oiseaux sont dépourvus de glandes sudoripares;

3° Tous les Oiseaux ont une température élevée ;

4° Tous les Oiseaux ont des sacs aériens.

Nous appuyant sur ces quatre données, qui sont constantes, nous arrivons à la conclusion suivante : la présence des plumes, qui forment un revêtement peu favorable aux échanges gazeux, paraît incompatible avec l'existence des glandes sudoripares ; d'autre part la transpiration, parfois très active, des Oiseaux ne semble pas pouvoir s'effectuer par les seuls poumons dont le volume est fort petit. Les sacs aériens ne doivent-ils pas être considérés comme les organes d'une sorte de transpiration cutanée interne ?

Quelques développements sont nécessaires.

Nous savons que chez les Mammifères la chaleur produite par les phénomènes chimiques internes est considérable et peut être évaluée chez l'homme en moyenne à 3000 calories par jour, ou 125 calories par heure (Hirn). Mais l'organisme est capable d'éliminer facilement la chaleur en excès. Les pertes de calorique sont dues à des causes diverses, parmi lesquelles il convient de citer en première ligne le *rayonnement*, la *transpiration cutanée* et la *transpiration pulmonaire.* La perte due au seul rayonnement représente généralement la *moitié de la perte totale.*

Par contre, les Oiseaux, couverts d'un plumage serré,

[1] De Vescovi, *Zoologicæ res*, Ann. 1, n° 1, Rome.

rempli d'air et mauvais conducteur de la chaleur, *perdent fort peu par rayonnement.*

La transpiration cutanée fait perdre à l'homme en moyenne 1300 grammes par jour, ce qui fait environ 50 grammes par heure, mais dans les exercices violents la quantité de sueur peut atteindre 400 grammes par heure ; au repos, au contraire, la sécrétion sudorale diminue beaucoup. L'intensité de la transpiration cutanée est donc très variable ; selon les cas, elle est exprimée par des nombres dont le rapport peut être de 1 à 100. La chaleur de vaporisation de l'eau est égale à 540 calories ; on voit quelle quantité de chaleur enlève à l'organisme cette évaporation cutanée.

Le chien n'a de glandes sudoripares qu'aux pattes ; après une course violente il n'a guère que la transpiration pulmonaire pour neutraliser la chaleur interne qui tendrait à trop élever la température du corps. C'est alors qu'il laisse pendre sa langue pour augmenter l'évaporation.

Mais les Oiseaux n'ont pas du tout de glandes sudoripares et leur langue sèche ne peut leur rendre le même service qu'au chien. D'un autre côté, en raison de leur activité respiratoire et de leur température élevée (40 à 44 degrés), ils produisent plus de chaleur que les Mammifères ; la perte par évaporation cutanée est nulle ; reste donc la transpiration pulmonaire.

Chez l'homme on évalue à 300 grammes en moyenne l'eau évaporée en un jour par le poumon. Ce chiffre peut augmenter notablement, mais si l'évaporation cutanée était supprimée, l'évaporation pulmonaire ne pourrait pas la compenser dans certains cas. L'homme a pu résister pendant plusieurs minutes à une chaleur sèche de 130 degrés grâce à une active transpiration cutanée, tandis qu'il ne peut supporter dans l'étuve saturée une température de 55 degrés. On voit quel rôle considérable il faut attribuer à la peau dans cette équilibration thermique ; les Mammifères suent lorsque la chaleur devient trop forte soit à l'extérieur, soit à l'intérieur.

La peau des Oiseaux ne peut fonctionner de même ; et

cependant nous avons maintenu un Pigeon pendant dix minutes dans l'étuve sèche à 100 degrés. Il ouvrait le bec d'une façon démesurée et respirait avec tant de rapidité qu'il était impossible de compter les mouvements du thorax. La température, prise dans le rectum, s'est élevée à 46 degrés. L'animal fut placé ensuite sous un récipient de verre ; il émettait par la trachée tant de vapeur qu'au bout de trois minutes l'eau ruisselait en certains points sur les parois de la cloche. Le poumon des Oiseaux est, comme on sait, fort petit. Nous ne pouvons admettre qu'il soit capable d'évaporer avec une telle activité, d'abord à cause de ses dimensions mêmes, ensuite parce que la perte de chaleur subie par ce *seul* organe, par suite d'une vaporisation si intense, ne manquerait pas de le refroidir beaucoup, non sans danger pour l'animal. Or, dix minutes après, le Pigeon était parfaitement tranquille et sa respiration était redevenue normale.

Voici maintenant des résultats empruntés à Boussingault[1] et à Letellier[2].

OISEAUX	Température de l'expérience.	Vapeur d'eau exhalée par heure et par kilogram.	OBSERVATEUR
Tourterelle . . .	10° — 11°	gr. 2,228	Boussingault.
Id. . . .	15° — 20°	2,419	Letellier.
Id. . . .	30° — 42°	6,164	Id.
Petits oiseaux . .	15° — 20°	10,443	Id.
Id. . . .	30° — 42°	27,782	Id.

Pour l'homme nous obtiendrions par heure et par kilogramme (transpiration pulmonaire) :

$$\frac{300^{\text{gr}}}{24^{\text{h}} \times 65^{\text{kg}}} = 0^{\text{gr}}20 \text{ environ.}$$

[1] Boussingault, *Ann. de chimie et de physique*, 3e série, t. XI, p. 443.
[2] Letellier, *Ibid.*, t. XIII, p. 478.

Peut-on admettre qu'une différence semblable existe? Nous voyons dans ces chiffres une preuve *a priori* de la transpiration réceptaculaire.

68. — Essayons de démontrer le fait expérimentalement. Tout d'abord nous constatons que, grâce à la minceur et à la perméabilité des membranes des sacs aériens, l'évaporation à travers une de ces membranes se fait avec une grande facilité. Ainsi une membrane de sac diaphragmatique de Pigeon, de 2 centimètres carrés de surface, appliquée sur un tube de verre ouvert à l'une de ses extrémités, terminé à l'autre par un tube capillaire a laissé évaporer en dix-huit heures 1 centimètre cube et demi d'eau : soit 2 centimètres cubes en vingt-quatre heures, c'est-à-dire 1 gramme par centimètre carré. La surface des sacs est énorme. Si l'évaporation se faisait suivant cette loi, il y aurait plusieurs centaines de grammes évaporés en une journée.

Mais il faut tenir compte de ce fait que l'atmosphère interne des sacs est fortement chargée d'humidité et que nous avons opéré sur une membrane morte.

Nous obturons l'infundibulum du sac abdominal à l'aide d'un tampon de coton, comme il a été déjà dit (58), et nous introduisons dans la cavité de ce réceptacle la sonde de verre qui nous a permis d'y faire passer un courant d'air. Cette fois nous desséchons l'air en lui faisant traverser des tubes à acide sulfurique concentré. Au bout de peu de temps, nous voyons les parois du tube de sortie se charger de gouttelettes d'eau qui ne peuvent être dues à la condensation de la seule vapeur primitivement contenue dans le sac. Il y a donc eu une évaporation active à la surface de la membrane réceptaculaire. En prolongeant l'expérience plusieurs heures, nous pouvons obtenir plusieurs centimètres cubes d'eau (Canard).

On ouvre largement les sacs abdominaux, on ferme leurs orifices broncho-réceptaculaires, puis on porte l'animal sur une balance enregistrante (Pigeon) ; il perd plus d'eau qu'à l'état normal. Le sang et la lymphe qui circulent dans les vaisseaux

des membranes des sacs suffisent largement, en temps ordinaire, à remplacer l'eau évaporée.

L'oiseau que nous avions mis à l'étuve à 100 degrés avait, pendant dix minutes, supporté sans trop faiblir cette opération que nous aurions pu prolonger davantage ; il fut ensuite privé de ses sacs abdominaux et thoraciques et replacé dans l'étuve après un long repos. Nous avons dû, cette fois, le retirer au bout de huit minutes, le voyant à bout de forces. La température rectale était 47 degrés. Dix minutes après, il succombait.

69. — Essayons d'évaluer l'intensité de cette transpiration interne. Plaçons un Pigeon, pendant une heure environ, sous une cloche tubulée, dans laquelle, au moyen d'une trompe, nous appelons un courant d'air sec. Les gaz qui sortent de la cloche passent dans des tubes à ponce sulfurique qui retiennent la vapeur d'eau. L'animal étant retiré de la cloche, on supprime ses sacs abdominaux et diaphragmatiques, et, après l'avoir laissé reposer, on le replace sous le récipient de verre. On recueille de nouveau la vapeur d'eau pendant un temps égal au temps de la première expérience.

Voici les résultats de quatre observations dans lesquelles nous n'avons pas eu à tenir compte de certaines causes d'erreur, parmi lesquelles il faut citer celle qui est due à l'émission des excréments.

Nos	Durée des expériences.	Poids de l'eau recueillie.		Différences pour 1 heure.	Rapport $\frac{p}{P}$
		Animal intact. P	Animal opéré. p		
		gr.	gr.	gr.	
1	3/4 h.	1,00	0,85	0,20	0,850
2	1 h. 1/4	2,05	1,47	0,46	0,717
3	1 h.	1,40	0,76	0,64	0,543
4	1 h 1/4	1,25	0,85	0,32	0,680

Dans ces quatre expériences, on voit qu'il y a eu, après opération, une diminution sensible de la quantité d'eau trans-

pirée. Considérons le rapport $\frac{p}{P}$; il est toujours *plus petit que l'unité*. Dans l'expérience n° 3, nous le voyons s'abaisser à 0,543, c'est-à-dire que l'intensité de la transpiration a presque diminué de moitié. Le résultat est indiscutable : *la suppression des sacs aériens fait baisser immédiatement le chiffre de la transpiration.*

En plaçant le Pigeon sur la balance enregistrante de Rédier, après l'avoir immobilisé dans une boîte en carton, on obtient des tracés indiquant les pertes de poids subies avant et après

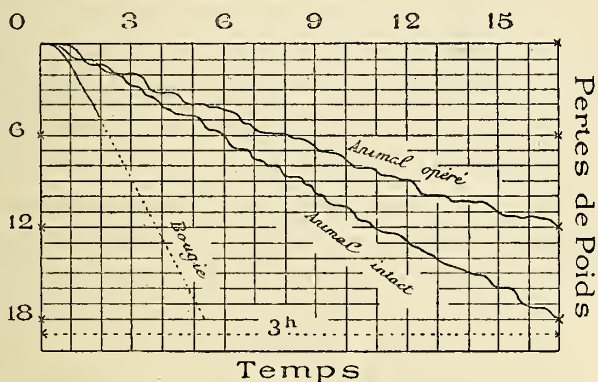


Fig. 40.

l'expérience. Voici ceux qui ont été relevés en deux observations consécutives de trois heures chacune (fig. 40).

Les temps sont comptés sur les abscisses ; les ordonnées donnent les pertes de poids. Ces ordonnées sont dans le rappor- $\frac{12}{18}$ ou 0,66. Ce nombre est très voisin du nombre 0,68, qui est la moyenne des quatre expériences rapportées plus haut. Pour calculer le poids d'eau transpirée, on a pris pour base la perte de poids subie par une bougie qui brûle ; on a obtenu ainsi : $8^{gr}16$ et $12^{gr}24$. Ces chiffres sont assez forts ; comme on le voit,

l'intensité de la transpiration est très variable chez les Oiseaux comme chez les Mammifères.

Bien entendu, en donnant ces résultats, nous n'avons nullement la prétention de viser à la précision, ni d'être bien renseigné sur la valeur absolue de l'intensité transpiratoire réceptaculaire. Il est certain que la diminution dans la production de vapeur d'eau est due en partie à la baisse survenue dans la ventilation. Mais il ne faudrait pas croire que les phénomènes respiratoire et transpiratoire soient sous la dépendance absolue l'un de l'autre. Nous savons que la suppression des sacs entraîne une forte baisse dans la ventilation, mais il faut entendre : dans la ventilation de l'appareil respiratoire tout entier, ou mieux des bronches et de la trachée, et non du parenchyme pulmonaire. Ventilation et intensité respiratoire sont deux phénomènes qui ne sont pas liés chez les Oiseaux d'une façon si étroite que chez les Mammifères.

Les sacs aériens nous apparaissent donc comme des organes de transpiration, mais il est difficile de savoir dans quelle mesure ils interviennent en temps ordinaire. Il est probable que cette transpiration réceptaculaire doit être surtout active lorsque l'animal s'agite, quand il vole longtemps, tandis que dans nos expériences, l'animal était condamné au repos le plus complet. Les Oiseaux qui sont bons voiliers et qui fournissent un vol soutenu sont précisément ceux qui ont les sacs aériens les plus vastes ; cette particularité leur est évidemment des plus utiles au point de vue de la ventilation, mais il est utile aussi que ces animaux, qui développent beaucoup de chaleur parce qu'ils s'agitent beaucoup, aient à l'intérieur de larges surfaces d'évaporation.

L'Autruche ne vole pas ; mais, vivant sous un climat brûlant, elle a besoin aussi de sacs aériens qui lui permettent de réagir contre la chaleur extérieure par une transpiration active.

Les réceptacles aérifères des Oiseaux ne transpirent pas nécessairement à toute heure. Il suffit qu'ils puissent le faire au moment opportun ; de sorte qu'en définitive nous les regardons

moins comme les organes ordinaires de la transpiration que comme les organes régulateurs de la chaleur animale chez les Oiseaux ; c'est-à-dire qu'ils semblent jouer de tous points le rôle de la peau chez les Mammifères.

Probablement, le sac membraneux qui fait suite au poumon des Ophidiens sert au même usage. Les diverticules du poumon du Caméléon font aussi songer aux vésicules aérifères des Oiseaux.

Nous remarquerons que cette théorie, eu égard à la présence constante des plumes et à l'absence non moins constante des glandes sudoripares, a l'avantage d'être d'une application générale à tous les Oiseaux, bons ou mauvais voiliers, plongeurs ou coureurs, et d'expliquer l'utilité de *tous les sacs,* quels que soient leur conformation, leur place et leur degré de développement.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Voici, d'après les données anciennes et les résultats nouveaux que nous avons obtenus, l'idée qu'on peut se faire maintenant de la respiration chez les Oiseaux [1].

Cage thoracique. — Le sternum s'abaisse en inspiration et, en même temps, est poussé en avant. Il est transporté presque parallèlement à lui-même à une certaine distance de la colonne vertébrale. Cependant sa pointe postérieure s'écarte davantage du rachis que son extrémité antérieure.

Les coracoïdes sont mobiles chez les Oiseaux comme chez les Tortues ; leurs mouvements ne sont pas dus, comme chez ces Reptiles, à l'action de muscles spéciaux : ils sont passifs et sous la dépendance des mouvements du sternum ; ces os n'effectuent pas une rotation transversale : l'articulation coraco-sternale décrit un petit arc de cercle parallèlement au plan de symétrie du corps. Ce mouvement, auquel participent les clavicules, a pour effet d'augmenter en inspiration le volume de la portion intrathoracique du sac interclaviculaire.

Le diamètre transversal du thorax augmente en même temps que le diamètre vertical, les côtes étant portées en dehors en inspiration. De plus l'angle formé par les segments vertébral

[1] Nous supposerons l'oiseau debout.

et sternal d'une même côte s'agrandit et le sommet de l'angle est porté en avant.

Tous ces mouvements sont parfaitement synchrones : lorsque le sternum atteint la limite inférieure de son déplacement vertical, il est à son maximum de projection en avant, ainsi que les coracoïdes et les clavicules, ainsi également que les côtes, qui présentent alors leur maximum de dilatation transversale.

L'inspiration se produit avec une vitesse sensiblement constante ; l'expiration, d'abord très brusque, se ralentit peu à peu. Il n'y a pas de pause, ni en inspiration, ni en expiration. L'expiration est un peu plus longue que l'inspiration.

Muscles respiratoires. — Le thorax est actif aussi bien en expiration qu'en inspiration. Cependant l'élasticité propre de l'enceinte thoracique est un facteur important de l'expiration.

Les muscles abdominaux interviennent dans la respiration ordinaire, contrairement à ce qu'on observe chez les Mammifères ; leur contraction vient en aide à l'élasticité du thorax et active l'expiration. On peut cependant les supprimer sans trop gêner la respiration.

Les intercostaux internes sont moins utiles.

Au nombre des inspirateurs essentiels, il faut placer les élévateurs des côtes (antérieurs et postérieurs) et le triangulaire du sternum.

Les intercostaux externes viennent en deuxième ligne.

La section de la moelle au niveau de la deuxième vertèbre dorsale entraîne la mort brusque de l'animal par cessation de la respiration. Une section de la moelle est d'autant moins grave qu'elle est faite plus en arrière de ce point.

La section des plexus brachiaux ne modifie ni le rythme respiratoire, ni la rapidité des mouvements du thorax, ni le chiffre de la ventilation. Au repos les muscles de la ceinture scapulaire n'ont donc aucune influence sur la cage thoracique. Il n'en est pas de même pendant le vol. La contraction des

grands pectoraux produit une expiration : les mouvements respiratoires sont subordonnés aux battements de l'aile. Ces mouvements du thorax sont passifs, en inspiration comme en expiration.

Poumons. Diaphragmes. — L'ouverture des sacs aériens n'entraîne pas la mort de l'Oiseau ; les sacs diaphragmatiques ne peuvent donc pas être considérés comme les seuls organes inspirateurs ; le poumon, par le seul jeu des côtes, augmente assez de volume pour provoquer un appel d'air capable d'assurer l'hématose ; l'air n'arrive plus dans le poumon par la trachée, il y pénètre par les infundibula broncho-réceptaculaires. Le poumon peut, dans les cas où les sacs ne fonctionnent plus, se passer un certain temps de leur concours. Dès maintenant, il est évident que l'antagonisme des vésicules intrathoraciques et extrathoraciques n'est pas indispensable au bon fonctionnement du poumon, puisqu'il peut être supprimé sans que l'animal en souffre aucunement.

Le poumon se dilate en inspiration, grâce aux mouvements transverses des côtes.

Le diaphragme pulmonaire se contracte en expiration. Il ne peut donc pas venir en aide à la cage thoracique pour augmenter le volume du poumon. Au contraire, il contrarierait l'action de cette dernière si sa voussure était plus prononcée et s'il était tout entier musculeux.

Les languettes musculaires dont ses bords sont garnis ont pour unique rôle de régler la tension de l'aponévrose qui seule recouvre le poumon. Cette tension reste constante en expiration et en inspiration.

Malgré son inertie, la membrane diaphragmatique a une grande importance ; elle violente la forme naturelle du poumon et le force à rester dilaté même en expiration forcée.

Enfin, sous l'influence des variations de pression de l'air dans les sacs moyens, le diaphragme doit se déplacer passivement et agir plus ou moins sur le poumon pour le dilater ou le comprimer.

Sacs aériens. — Les sacs dits *extrathoraciques* sont en réalité plus ou moins profondément engagés dans le thorax.

Inversement les sacs diaphragmatiques postérieurs s'étendent généralement assez loin dans l'abdomen.

L'antagonisme des réceptacles moyens et extrêmes, sur lequel a été basée jusqu'ici toute la physiologie respiratoire des Oiseaux, s'explique difficilement en raison de ces dispositions anatomiques. Si l'on calcule les coefficients de ventilation pour chaque groupe de sacs (extrêmes et moyens), on est frappé de la différence énorme qu'il y a entre ces coefficients.

L'existence des sacs extrêmes, en diminuant le chiffre de la ventilation trachéale, serait un désavantage pour l'Oiseau.

En réalité cet antagonisme n'existe pas normalement : il ne se manifeste pas sur l'oiseau debout et libre. Tous les sacs se dilatent et se resserrent ensemble ; leurs actions sont synergiques. L'observation le démontre nettement. Il est certain que certaines parties des téguments abdominaux ou cervicaux se dépriment au moment de l'inspiration thoracique pendant que d'autres se gonflent, mais en définitive il y a aspiration au même instant dans les sacs extrêmes aussi bien que dans les sacs moyens. *Tous les sacs sont synergiques.*

Les expériences par lesquelles on avait cru établir d'une façon irréfutable la théorie de l'antagonisme peuvent s'expliquer facilement par cette nouvelle manière de voir.

Comme preuves à l'appui de notre théorie, nous citerons encore les résultats suivants :

1° La ventilation est plus forte chez un animal debout que chez le même animal renversé sur le dos, ce qui ne devrait pas être d'après la théorie de l'antagonisme.

2° La ventilation est plus faible dans un animal privé de ses sacs extrêmes que dans le même animal intact, résultat contraire à celui qu'on devrait obtenir s'il y a antagonisme.

3° La suppression des sacs moyens devrait (hypothèse de l'antagonisme), sinon annuler complètement la ventilation trachéale, du moins la réduire au seul chiffre de la ventilation

pulmonaire, c'est-à-dire la faire baisser considérablement. Or, l'animal, forcé de respirer sans le secours des sacs moyens, introduit encore dans son appareil respiratoire les 7/10 de l'air qu'il absorbait intact.

Les sacs intrathoraciques sont de beaucoup les plus importants. Puis viennent les sacs abdominaux. Au repos le réceptacle interclaviculaire est un organe de ventilation imparfait ; il en résulte qu'un antagonisme apparent entre son jeu et celui des sacs intrathoraciques pourra être constaté sur lui. Pendant le vol, au contraire, grâce aux mouvements alaires, ce réceptacle prend tout à coup une importance considérable. Les oiseaux de basse-cour ou ceux qui, enfermés dans des cages, ne peuvent voler, battent de temps en temps des ailes, vraisemblablement pour renouveler l'air des prolongements brachiaux du réceptacle interclaviculaire.

Circulation de l'air dans le poumon. — Les sacs aériens assurent la ventilation de la trachée, des grosses bronches et peut-être du parenchyme qui entoure immédiatement ces dernières ; l'air aspiré ou chassé par eux balaie énergiquement ces conduits aérifères. La dilatation propre du poumon suffit pour ventiler le parenchyme. Grâce à cette division du travail qui paraît être en rapport étroit avec la faculté du vol, la force nécessaire pour faire circuler le gaz dans les petites bronches devient insignifiante.

Phénomènes physiques et chimiques de la respiration. — L'épithélium des réceptacles absorbe facilement les substances liquides (empoisonnement par le cyanure de potassium).

Il y a une absorption d'oxygène et une production d'acide carbonique tout à fait négligeables au niveau de l'épithélium des sacs. Ces organes ne servent donc nullement aux échanges gazeux, dans le sens où l'on a voulu parfois l'entendre. L'intensité de cette respiration réceptaculaire est de même ordre que celle de la respiration cutanée.

L'air des différents groupes de sacs offre des degrés d'altéra-

tion différents. Le plus chargé de CO^2 est le sac interclaviculaire, puis viennent les sacs moyens et les sacs abdominaux. Mais on observe de grandes variations dans la composition de ces gaz intraréceptaculaires.

L'air expiré par la trachée renferme, pour cent, moins de CO^2 que chez les Mammifères ; mais si l'on remarque que la ventilation est plus forte chez les Oiseaux, on reconnaît qu'en définitive ces derniers éliminent à poids égal plus de CO^2 que les Mammifères.

Le rapport $\frac{CO^2}{O}$ paraît être plus faible chez les Oiseaux que chez les Mammifères ; mais pour élucider ce point de nouvelles recherches sont nécessaires.

Les parois des sacs aériens peuvent éliminer une certaine quantité d'eau ; il y a dans les Oiseaux une transpiration réceptaculaire qui semble destinée à remplacer la transpiration cutanée, celle-ci ne pouvant s'exercer faute de glandes sudoripares.

Les sacs aériens nous apparaissent moins comme les organes ordinaires de la transpiration chez les Oiseaux que comme des organes régulateurs de la chaleur animale. Cette interprétation de cette fonction des réceptacles a l'avantage de pouvoir être appliquée à tous les Oiseaux sans exception et d'expliquer l'utilité de tous les sacs quels que soient leur conformation, leur place et leur degré de développement.

BIBLIOGRAPHIE [1]

1. 1666. Perrault, *Mém de l'Ac. d. Sc.*, t. III, 2e part.
2. 1672. Méry, *Hist. de l'Ac. d. Sc.*, t. I, p. 151.
3. 1686. Méry, *Hist. de l'Ac. d. Sc.*, t. II, p. 144.
4. 1774. Hunter, Œuv. compl. (trad. p. Richelot), t. IV, p. 251.
5. 1802. J.-A. Albers, Versuche über das ethemhohlen der Vœgel *(Beitr. zur Anat. und. Phys. der Thière*, Bremen).
6. 1825. Colas, Essai sur l'organisation du poumon des Oiseaux *(Journal complémentaire,* t. XXIII).
7. 1846. Guillot, Mém. sur l'App. de la Resp. chez les Oiseaux *(Ann. d. Sc. nat.*, 3e sér., t. V*)*.
8. 1846. Sibson, On the mecanism of respirat. (*Phil. Trans.*)
9. 1847. Sappey, *Recherches sur l'appareil respiratoire des Oiseaux*, Baillière, Paris.
10. 1849. Regnault et Reiset, Recherches chimiques sur la respiration des animaux *(Ann chim. et phys.*, 3e sér., t. XXVI*)*.
11. 1870. Paul Bert, *Leçons sur la Physiologie comparée de la Respiration*, Baillière, Paris.
12. 1873. Marey, *La machine animale; locomotion terrestre et aérienne* (Bibl. sc. int., Paris, Baillière.)

[1] Nous n'indiquons ici que les auteurs que nous avons consultés ou dont les noms sont cités dans notre travail. On trouvera des indications bibliographiques très étendues dans les auteurs suivants : Sappey (9); Paul Bert (11); Campana (13); Roché (17).

13. 1875. Campana, *Physiologie de la Respiration chez les Oiseaux. Anatomie de l'appareil pneumonique pulmonaire, etc.*, Paris, Masson.

14. 1888. Colin, *Traité de Physiologie comparée des Animaux*, Paris, Baillière.

15. 1889. Fanny Bignon, *Contribution à l'étude de la pneumaticité chez les Oiseaux* (thèse de la Faculté de Paris).

16. 1890. Marey, *Vol des Oiseaux*, Paris, Masson.

17. 1891. Roché, *Les sacs aériens des Oiseaux (Ann. sc. nat.)*

18. 1892. Couvreur, *Sur le Pneumogastrique des Oiseaux*, Paris, Masson.

19. 1893 Headley, The air sacs and hollow bones of Birds *(Natur Science*, vol. III, July, p. 18-30).

20. 1894. Lucas, Note on the air sacs and hollow bones of Birds *(Natur Science.*, vol. IV., Jan., p. 36-37*)*.

21. 1894. De Vescovi, De novo modo interpretandi, etc... *(Zoologicæ Res.*, Ann. 1, n° 1. Rome).

22. 1894. Fabani Carlo, Il canto degli ucceli et la voce degli altri animali (*Bol. Natural. Coll.*, Ann. XIV*)*.

23. — Carl Vogt, *Traité d'anatomie comparée pratique.*

TABLE DES MATIÈRES



... Imp. Pitrat Aîné, A. Rey Successeur, 4, rue Gentil. — 13325

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

VOLUMES PARUS AU 1er JUILLET 1896

La doctrine de Malherbe d'après son commentaire sur Desportes, par Ferdinand BRUNOT, docteur ès lettres, chargé d'un Cours complémentaire à la Faculté des Lettres, lauréat de l'Académie française, avec 5 planches hors texte. 10 fr.

Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures, par E. BATAILLON, préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences, avec 6 pl. hors texte. 4 fr.

Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle. Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, action dermatoptique, photogénie, avec une théorie générale des sensations, par le Dr Raphaël DUBOIS, professeur de Physiologie générale et comparée à la Faculté, avec 68 figures dans le texte et 15 planches hors texte . . . . . 18 fr.

Sur le pneumogastrique des oiseaux, par E. COUVREUR, docteur ès sciences, chef des travaux de physiologie à la Faculté des sciences, avec 3 planches hors texte et graphiques dans le texte. . . . 4 fr.

Recherches sur la valeur morphologique des appendices superstaminaux de la fleur des Aristoloches, par Mlle A. MAYOUX, élève de la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte. . . . 4 fr.

Sur la théorie des équations différentielles du premier ordre et du premier degré, par Léon AUTONNE, Ingénieur des Ponts et Chaussées . . . . 9 fr.

Recherches sur l'équation personnelle dans les observations astronomiques de passages, par F. GONNESSIAT, Aide-Astronome à l'Observatoire, chargé d'un Cours complémentaire d'Astronomie à la Faculté des Sciences . . . . . 5 fr.

Lettres intimes de J.-M. Alberoni adressées au comte I. Rocca, ministre des finances du duc de Parme, et publiées d'après le manuscrit du collège de S. Lazaro Alberoni, par Emile BOURGEOIS, professeur à la Faculté des Lettres, avec un portrait et deux fac-similé. . 10 fr.

Le Fondateur de Lyon, Histoire de L. Munatius Plancus, par M. JULLIEN, professeur-adjoint à la Faculté des Lettres, avec 1 planche hors texte . . . . 5 fr.

Etude stratigraphique sur le Jurassique inférieur du Jura méridional, par Attale RICHE, docteur ès sciences, avec planches hors texte. . . . . . . 12 fr.

Etude expérimentale sur les propriétés attribuées à la tuberculine de M. Koch, faite au laboratoire de médecine expérimentale et comparée de la Faculté de Lyon, par M. le professeur ARLOING, M. le Dr RODET, agrégé, et M. le Dr COURMONT, avec planches en couleurs. 10 fr.

Histologie comparée des Ebénacées dans ses rapports avec la Morphologie et l'histoire généalogique de ces plantes, par Paul PARMENTIER, professeur de l'Université, avec 4 pl. hors texte. 4 fr.

Recherches sur la production et la localisation du Tannin chez les fruits comestibles fournis par la famille des Pomacées, par Mlle A. MAYOUX, élève de la Faculté des Sciences de Lyon, avec 2 planches . . . . 3 fr.

Essai critique sur l'hypothèse des atomes dans la science contemporaine, par Arthur HANNEQUIN, chargé d'un Cours complémentaire de philosophie à la Faculté des lettres de Lyon. . 7 fr. 50

Saint Ambroise et la morale chrétienne au IVe siècle, par Raymond THAMIN, ancien maître de conférences à la Faculté des lettres de Lyon, professeur de philosophie au lycée Condorcet. 7 fr. 50

Etude sur le Bilharzia hæmatobia et la Bilharziose, par M. LORTET, doyen de la Faculté de médecine de Lyon, et VIALLETON, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Lyon, avec planches et figures dans le texte. . . . . . 10 fr.

Recherches sur quelques dérivés surchlorés du phénol et du benzène, par Etienne BARRAL, docteur en médecine, pharmacien de 1re classe, chargé des fonctions d'agrégé à la Faculté de médecine de Lyon. . . . . 5 fr.

Phonétique historique et comparée du sanscrit et du zend, par Paul REGNAUD, professeur de sanscrit et de grammaire comparée à la Faculté des lettres. 5 fr.

La République des Provinces-Unies, la France et les Pays-Bas espagnols de 1630 à 1650, par A. WADDINGTON, professeur-adjoint à la Faculté des lettres de Lyon. Tome I (1630-42.) . . . 6 fr.

Sur la représentation des courbes gauches algébriques, par Léon AUTONNE, ingénieur des ponts et chaussées, maître de conférences à la Faculté des Sciences . . . . 3 fr.

Histoire de la Compensation en droit Romain, par C. APPLETON, professeur à la Faculté . . . . 7 fr. 50

La Jeunesse de William Wordsworth (1770-1798). Etude sur le « Prélude », par Emile LEGOUIS, maître de conférences à la Faculté des Lettres. . . . . 7 fr. 50

La Botanique à Lyon avant la Révolution et l'histoire du Jardin Botanique municipal de cette ville, par M. GÉRARD, professeur à la Faculté des Sciences, avec figures dans le texte. . . . . . 3 fr. 50

L'Évolution d'un Mythe. Açvins et Dioscures, par Ch. RENEL, docteur ès lettres.

Physiologie comparée de la Marmotte, par Raphaël DUBOIS, professeur de physiologie générale et comparée, avec 119 fig. et 125 planches hors texte. 15 fr.

Paris. — Imprimerie L. MARETHEUX, 1, rue Cassette. — 8259.

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

RECHERCHES

STRATIGRAPHIQUES ET PALÉONTOLOGIQUES

DANS

LE BAS-LANGUEDOC

PAR

Frédéric ROMAN

Docteur ès Sciences,
Collaborateur adjoint au Service de la Carte géologique de France.

AVEC 9 PLANCHES HORS TEXTE

PARIS
MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, boulevard Saint-Germain

1897